Zur Anatomie der mechano- und elektrosensorischen Seitenlinie der Mormyridae (Osteoglossomorpha, Teleostei)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
ULRICH HEINLE
aus Heidenheim

1985

Univ. Library
Bonn

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546514_0002

Zur Anatomie der mechano- und elektrosensorischen Seitenlinie der Mormyridae (Osteoglossomorpha, Teleostei)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
ULRICH HEINLE
aus Heidenheim

1985

Tag der mündlichen Prüfung:	25. Oktober 1985
Dekan:	Professor Dr. R. Hampp
1. Berichterstatter:	Professor Dr. W. Harder
2. Berichterstatter:	Professor Dr. W. Pfeiffer

meiner lieben Frau,
meinen Kindern, Eltern
und Schwiegereltern

Herrn Prof. Dr. W. Harder danke ich für die freundliche Unterstützung bei der Durchführung dieser Arbeit und das Überlassen eines Arbeitsplatzes.
Den Herren Dr. W. Müller und Dipl.-Biol. M. Müller möchte ich meinen herzlichen Dank sagen für ihre Diskussionsbeiträge.
Mein Dank gilt weiterhin der Reinhold- und Maria-Teufel-Stiftung, die mir die finanziellen Mittel zur Durchführung eines 3-monatigen Forschungsaufenthalts in Gabun (Zentral-Westafrika) zur Verfügung stellte. In diesem Zusammenhang danke ich auch den Verantwortlichen und Angestellten des Laboratoire d'Ecologie Tropicale in Makokou (Gabun) für ihr Entgegenkommen und ihre Unterstützung.
Ganz besonders möchte ich mich bei meiner Frau für ihre Hilfe und bewiesene Geduld bedanken.

Inhaltsverzeichnis

Seite

A EINLEITUNG 2

B MATERIAL und METHODEN 5

1. Material:

Herkunft der Tiere 5

Systematische Stellung der Mormyridae und Artenbestimmung 5

Artenliste 5

2. a) Methoden zu Teil I:

Herstellen und Auswerten von Corium-Präparaten 8

Histologie 9

b) Methoden zu Teil II und III:

Herstellen und Auswerten von Epidermis-Flächenpräparaten 9

Meßmethoden 10

Statistik 10

C ERGEBNISSE 11

Teil I:
Das Kanalsystem der Kopfseitenlinie und seine Innervation im Zusammenhang mit der Innervierung der Elektrorezeptoren 11

1. Die Kopfseitenlinienkanäle und ihre Sinnesorgane bei Marcusenius paucisquamatus und Stomatorhinus fuliginosus:

Supraorbitalkanal 14

Infraorbitalkanal 18

Mandibularkanal 25

Seite

Praeoperculararkanal 26

Hauptseitenlinienkanal 27

Supratemporalkanal 28

Rumpfseitenlinienkanal 29

2. Die Innervation der Elektrorezeptoren und der Kanalorgane der Kopfseitenlinie . . . 29

Teil II:
Die Verteilung der freien Neuromasten und einiger großer Knollenorgane des Kopfes. Lagebeziehung, Innervation und Wachstum bei Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus 34

1. Die freien Neuromasten des Kopfseitenliniensystems der Mormyridae:

Die Topografie der freien Neuromasten am Kopf von Stomatorhinus fuliginosus . . . 37

Die Topografie der freien Neuromasten am Kopf von Marcusenius paucisquamatus . . . 42

2. Die Lage einiger auffallend großer Knollenorgane und ihre Lagebeziehung zu den freien Neuromasten am Kopf von Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus . . 45

Die Lagetreue der vier das Auge umgebenden großen Knollenorgane 47

3. Untersuchungen zur Lage-Symmetrie der freien Neuromasten und der großen Knollenorgane am Kopf von Marcusenius paucisquamatus . . . 48

4. Die Innervation der freien Neuromasten und der großen Knollenorgane 50

5. Das Wachstum der freien Neuromasten und großen Knollenorgane relativ zur Standardlänge bei Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus 52

Seite

Freie Neuromasten:

Stomatorhinus fuliginosus 52

Marcusenius paucisquamatus 60

Große Knollenorgane:

Stomatorhinus fuliginosus 61

Marcusenius paucisquamatus 67

Vergleich der Ergebnisse zwischen S. fuliginosus und M. paucisquamatus 68

Teil III:
Vergleich der Topografie von freien Neuromasten und großen Knollenorganen am Kopf verschiedener Gattungen bzw. Arten der Familie Mormyridae 72

1. Gattung Gnathonemus:

Gnathonemus petersii 73

Gnathonemus brevicaudatus 76

2. Gattung Boulengeromyrus:

Boulengeromyrus knoepffleri 76

3. Gattung Brienomyrus:

Brienomyrus curvifrons 79

Brienomyrus niger 80

4. Gattung Hippopotamyrus:

Hippopotamyrus ansorgii 82

Hippopotamyrus batesii 82

5. Gattung Hyperopisus:

Hyperopisus bebe 84

6. Gattung Isichthys:

Isichthys henryi 84

Seite

7. Gattung Ivindomyrus:

Ivindomyrus opdenboschi 86

8. Gattung Marcusenius:

Marcusenius conicephalus 87

Marcusenius paucisquamatus 89

Marcusenius rheni 89

Marcusenius senegalensis gracilis 92

9. Gattung Mormyrops:

Mormyrops deliciosus 92

Mormyrops zanclirostris 94

10. Gattung Mormyrus:

Mormyrus macrophthalmus 99

11. Gattung Paramormyrops:

Paramormyrops gabonensis 102

12. Gattung Petrocephalus:

Petrocephalus grandoculis 103

13. Gattung Pollimyrus:

Pollimyrus adspersus 106

Pollimyrus marchei 107

14. Gattung Stomatorhinus:

Stomatorhinus fuliginosus 107

15. Zusammenfassung des Vergleichs:

Freie Neuromasten 112

Große Knollenorgane 116

Seite

D DISKUSSION 117

Zur Anatomie des Kanalsystems der Kopfseitenlinie 117

Zur Innervation des Kanalsystems der Kopfseitenlinie 119

Zur Topografie der freien Neuromasten . . 120

Zur Verteilung der großen Knollenorgane und ihrer Lagebeziehung zu den freien Neuromasten 122

Zur Innervation der freien Neuromasten und der großen Knollenorgane 123

Zum Vergleich der Topografie der freien Neuromasten bei verschiedenen Arten der Mormyridae 123

Zum Vergleich der Lage der großen Knollenorgane bei verschiedenen Arten der Mormyridae 125

E ZUSAMMENFASSUNG 126

F LITERATUR 128

G ANHANG 132

A EINLEITUNG

Über die Morphologie und Anatomie des Seitenliniensystems der Fische allgemein geben DIJKGRAAF (1934, 1952 u. 1963) und HARDER (1975) genauere Auskunft. Über die Anatomie der Elektrorezeptoren, ihre Physiologie und Funktion bei elektrischen Fischen berichten SZABO (1965), HARDER (1968b), SZABO et al. (1973) sowie FESSARD (1974).
Die Fischfamilie Mormyridae, die sich durch die Eigenschaft der aktiven Elektroortung auszeichnet, ist diesbezüglich Objekt zahlreicher Untersuchungen gewesen. Vor allem Gnathonemus petersii wurde morphologisch und elektrophysiologisch intensiv untersucht.
Die aktive Elektroortung setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, einem elektrischen Feld, das der Fisch mit Hilfe seines Elektrischen Organs aufbauen kann, und Elektrorezeptoren, die in der Haut liegen und ständig die Veränderungen des elektrischen Feldes messen.
Schon sehr früh (STENDELL, 1916) wurde die Innervation dieser Hautsinnesorgane - damals noch unter dem Namen "Schnauzenorgane" bekannt - als zu den Seitenliniennerven gehörend aufgefaßt. Die auffallende Stärke der Nervi laterales fiel mit dem Vorkommen einer riesigen Zahl von eigenartig gebauten Sinnesorganen in der Haut zusammen.
Es verwundert nicht sehr, daß im Zusammenhang mit diesem Phänomen die mechanische Seitenlinie wenig Beachtung fand, zumal da die damaligen Untersuchungen hauptsächlich auf der Auswertung von histologischen Schnittserien basierten.
Zwar berichtet FRANZ (1920) von vereinzelt vorkommenden Sinnesknospen am Kopf von Marcusenius longianalis, doch CORDIER (1937) konnte bei Gnathonemus monteiri keine derartigen Sinnesorgane in der Haut feststellen. GERARD (1940) wiederum fand bei Mormyrus caballus an wenigen symmetrischen Stellen des Kopfes freie Neuromasten, wobei er in einem Fall sogar den Übergang vom Neuromasten zum Mormyromasten (Elektrorezeptor) gefunden zu haben glaubte.

In jüngeren Arbeiten über die Hautsinnesorgane einer großen Zahl von Mormyridenarten (HARDER, 1968a, 1968b; QUINET, 1971) wurden trotz einer vorteilhafteren Untersuchungstechnik (Epidermis-Flächenpräparate) keine freien mechanischen Seitenlinienorgane in der Haut beschrieben.

Auch bezüglich des Kanalsystems der Kopfseitenlinie gibt es Unklarheiten. Ältere Autoren wie FRANZ (1920) und CORDIER (1937) behaupten, das Kanalsystem der Mormyridae unterscheide sich nicht wesentlich von dem anderer Teleosteer. HARDER (1968a) andererseits kam zu der Feststellung, daß bei den von ihm untersuchten Mormyridae das Seitenlinienkanalsystem funktionell nur noch als Rumpfseitenlinie erhalten sei. Zwar seien noch Knochenkanäle am Kopf vorhanden (RIDEWOOD, 1904), diese enthielten aber keine Sinnesorgane mehr.

Beim nächsten Verwandten der Mormyridae, Gymnarchus niloticus, fand PEHRSON (1945) in der Kopfhaut zahlreiche freie Neuromasten, die teilweise eine für Teleosteer unübliche Verteilung aufweisen. Außerdem stellten ALLIS (1904) und PEHRSON (1945) übereinstimmend fest, daß das Kanalsystem der Seitenlinie von Gymnarchus keine Verbindung nach außen besitzt. Zwar weisen die Knochenkanäle Poren auf, diese sind aber spätestens beim adulten Tier durch mehr oder weniger lange, blind endende Hautkanäle verschlossen. Parallel dazu sind auch die Poren der Rumpfseitenkanäle der Mormyridae von Membranen bedeckt und am Kopf finden sich Hautkanäle, die keine Sinnesorgane enthalten (HARDER, 1968a).
Da G. niloticus ebenso wie die Mormyridae über eine aktive Elektroortung verfügt, schien es interessant, die mechanischen Seitenlinienorgane der Mormyridae zu untersuchen.
Ein weiterer Anlaß dafür sind Untersuchungen über die primären afferenten Fasern von Elektrorezeptoren und mechanischen Seitenlinienorganen des hinteren Seitenliniennervs der Mormyridae (MALER, 1973; MALER et al., 1973a; BELL & RUSSELL, 1978), bei denen unterschiedliche primäre Eingänge im Gehirn für die beiden Sinnesorgantypen gefunden wurden. Dieselben Verhältnisse fanden sich auch bezüglich des vorderen Seiten-

liniennervs (MALER et al., 1973b; BELL, 1981). BELL leitete daraus die Vermutung ab, daß bei Gnathonemus petersii ein dorsaler Abzweig des vorderen Seitenliniennervs kurz nach dessen Austritt aus dem Gehirn mechanische Seitenlinienorgane am Kopf versorgt. Dies konnte inzwischen bei Brienomyrus spec. nachgewiesen werden (WULLIMANN, 1981), wobei außerdem ein dem dorsalen Seitenast eigenes Ganglion gefunden wurde.
Die Absicht dieser Arbeit war deshalb, das Seitenliniensystem der Mormyridae mit besonderer Beachtung der mechanischen Seitenlinie des Kopfes eingehender darzustellen.

Die Arbeit wurde in 3 Teile untergliedert:

Teil I: Das Kanalsystem der Kopfseitenlinie und seine Innervation im Zusammenhang mit der Innervierung der Elektrorezeptoren.

Teil II: Die Verteilung der freien Neuromasten und einiger großer Knollenorgane des Kopfes. Lagebeziehung, Innervation und Wachstum bei Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus.

Teil III: Vergleich der Topografie von freien Neuromasten und einigen großen Knollenorganen am Kopf verschiedener Gattungen bzw. Arten der Familie Mormyridae (Osteoglossomorpha).

B MATERIAL und METHODEN

1. Material

Herkunft der Tiere

Die Mehrzahl der untersuchten Mormyridae stammt aus Gabun (Zentralwestafrika). Die Fische wurden in der Umgebung von Makokou innerhalb eines Radius von ca. 20 km entweder selbst gefangen oder von eingeborenen Berufsfischern erworben (HARDER, 1975 u. 1978; HEINLE, 1980). Der wesentlich geringere Anteil des Untersuchungsmaterials stammt aus unterschiedlichen Quellen (priv. Forschungsreisen, Zierfischhandel), die genaue Herkunft der Tiere läßt sich in manchen Fällen nicht mehr feststellen, sondern lediglich über die Artenbestimmung eingrenzen.

Systematische Stellung der Mormyridae und Artenbestimmung

Nach GREENWOOD (1973) ist die systematische Stellung der Mormyridae folgende:
Überordnung Osteoglossomorpha, Unterordnung Notopteroidei, Überfamilie Notopteroidea, Familie Mormyridae.
Die Nachbarfamilien sind die näherstehenden Gymnarchidae und die etwas ferner stehenden Notopteridae.
Die Bestimmung der Tiere erfolgte nach einer neuen Methode von HARDER (in Arbeit), bei der auch herkömmliche Bestimmungskriterien wie Anzahl der Flossenstrahlen oder bestimmte Schuppenzahlen verwendet werden.

Artenliste der untersuchten Fische

Die Gattungen bzw. Arten sind in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt, die Anzahl der untersuchten Tiere und ihre Standardlängen (SL) stehen in Klammern. Die Nomenklatur richtet sich nach DAGET & GOSSE (1984):

BOULENGEROMYRUS

Boulengeromyrus knoepffleri TAVERNE & GERY, 1968
(n = 1; 180 mm)

BRIENOMYRUS

Brienomyrus curvifrons TAVERNE, THYS VAN DEN AUDENAERDE, HEYMER & GÉRY, 1977
(n = 2; 104 - 112 mm)

Brienomyrus niger (GÜNTHER, 1866)
(n = 1; 106 mm)

GNATHONEMUS

Gnathonemus brevicaudatus (PELLEGRIN, 1919)
(n = 1; 64 mm)

Gnathonemus petersii (GÜNTHER, 1862)
(n = 3; 78 - 105 mm)

HIPPOPOTAMYRUS

Hippopotamyrus ansorgii (BOULENGER, 1905)
(n = 3; 76 - 78 mm)

Hippopotamyrus batesii (BOULENGER, 1906)
(n = 3; 73 - 92 mm)

HYPEROPISUS

Hyperopisus bebe (LACÉPÈDE, 1803)
(n = 2; 284 - 285 mm)

ISICHTHYS

Isichthys henryi GILL, 1863
(n = 5; 109 - 216 mm)

IVINDOMYRUS

Ivindomyrus opdenboschi TAVERNE & GERY, 1975
(n = 1; 162 mm)

MARCUSENIUS

Marcusenius conicephalus TAVERNE, THYS VAN DEN AUDENAERDE & HEYMER, 1976
(n = 1; 193 mm)

Marcusenius paucisquamatus TAVERNE, THYS VAN DEN AUDENAERDE & HEYMER, 1976 *
(n = 23; 46 - 91 mm)

Marcusenius rheni (FOWLER, 1936)
(n = 2; 135 - 150 mm)

Marcusenius senegalensis gracilis (PELLEGRIN, 1922)
(n = 1; 220 mm)

MORMYROPS

Mormyrops deliciosus (LEACH, 1818)
(n = 5; 30 - 105 mm)

Mormyrops zanclirostris (GÜNTHER, 1867)
(n = 5; 70 - 208 mm)

MORMYRUS

Mormyrus macrophthalmus GÜNTHER, 1866
(n = 3; 142 - 203 mm)

PARAMORMYROPS

Paramormyrops gabonensis TAVERNE, THYS VAN DEN AUDENAERDE & HEYMER, 1977
(n = 3; 116 - 147 mm)

---

* Die untersuchten Tiere von Marcusenius paucisquamatus gehören möglicherweise verschiedenen Arten an. Zwar sind sie identisch mit mehreren Paratypen dieser Mormyridenart (s.u.), aber nie mit dem Holotyp. Da es innerhalb des Typenmaterials große Unstimmigkeiten gibt (HARDER, pers. Mitteilung), muß diese Frage offenbleiben, bis die Revision der Gattung Marcusenius (HARDER, in Arbeit) abgeschlossen ist. Nachfolgend die Nummern der Paratypen und in Klammern die Anzahl der ihnen entsprechenden Tiere: MNHN 1977-22 (10); MRAC 73-18-P-12 (1); MRAC 73-18-P-19 (2); MRAC 73-18-P-25 (5); MRAC 75-24-P-45-53 (7); MRAC 75-24-P-53 "a" (3).

PETROCEPHALUS

Petrocephalus grandoculis BOULENGER, 1920
(n = 4; 68 - 77 mm)

POLLIMYRUS

Pollimyrus adspersus (GÜNTHER, 1866)
(n = 1; 78 mm)

Pollimyrus marchei (SAUVAGE, 1879)
(n = 3; 80 - 91 mm)

STOMATORHINUS

Stomatorhinus fuliginosus POLL, 1941
(n = 30; 13 - 55 mm)

2. a) Methoden zu Teil I

Herstellen und Auswerten von Corium-Präparaten

Für die Darstellung des Verlaufs der Kopfseitenlinienkanäle, der Lage ihrer Sinnesorgane und deren Innervation sowie für die Innervierung der Elektrorezeptoren wurden Corium-Präparate hergestellt. Verschiedene Exemplare von Marcusenius paucisquamatus wurden dazu der Länge nach in der Medianebene halbiert. Dann wurde vorsichtig von innen her schichtweise alles Gewebe, das nicht von Interesse war, entfernt. Die einzelnen, freigelegten Schichten wurden jeweils mit 1 %iger Sudanschwarz-Lösung angefärbt (ca. 20 Min.), um das Nervengewebe und die Sinnesorgane besser unterscheiden zu können. So entstanden Flächenpräparate, die mit Glyzerin (85 - 100 %) aufgehellt und eingedeckt wurden. Die Herstellung weiterverwendbarer Präparate wurde dabei ziemlich erschwert dadurch, daß die Mormyridae am Kopf sehr viel Fett im Unterhautgewebe eingelagert haben, welches sich kaum durch Lösungsmittel entfernen läßt, ohne die Anfärbbarkeit der Nerven mit Fettfarbstoff zu beeinträchtigen.

Von den eingedeckten Flächen-Präparaten wurden mit Hilfe eines Mikroskopes Zeichnungen angefertigt. Dazu wurde den Präparaten ein Millimeter-Raster untergelegt, und die Gewebestrukturen wurden dann auf ein Zeichen-Raster (1 oder 2 cm) übertragen.

Histologie

Zur Darstellung der Lage der Kopfseitenlinienkanäle bezüglich des umgebenden Gewebes wurden histologische Serien-Querschnitte vom Kopf eines Stomatorhinus fuliginosus mit 32 mm Standardlänge ausgewertet. Die Schnitte fertigte freundlicherweise Frau J. Harder an, wofür ich mich an dieser Stelle herzlich bedanken möchte. Angefärbt wurden die ca. 12 µm dicken Schnitte mit Azan (BURCK, 1973).
Von einigen der Schnitte wurden maßstabsgetreue Zeichnungen bzw. Ausschnittszeichnungen angefertigt.

2. b) Methoden zu Teil II und III

Herstellen und Auswerten von Epidermis-Flächenpräparaten

Zur quantitativen Erfassung der freien Neuromasten und bestimmter Knollenorgane sowie zum Ermitteln ihrer Durchmesser wurde den zumeist formolfixierten Fischen die elektrorezeptive Epidermis am Kopf abgelöst (HARDER, 1968a, 1968b). In den meisten Fällen gelang es, sie in einem Stück abzuheben. Begonnen wurde mit einem medianen Hilfsschnitt ausgehend vom Kinn in Richtung auf die Kehle. Dies ermöglichte später das Ausbreiten der Epidermis in einer Ebene. Bei manchen Tieren waren mehrere Hilfsschnitte erforderlich, um ein solches Flächenpräparat zu glätten.
Zur Auswertung wurden die Häute mit einer 1 %igen Toluidinblau- oder Sudanschwarz-Lösung angefärbt und anschließend mit Glyzerin auf Objektträgern eingedeckt. Die freien Neuromasten konnten dann ausgezählt und tabellarisch erfaßt werden. Für die zeichnerische Darstellung der Hautsinnesorgane

wurde wie bei den Corium-Präparaten vorgegangen. Insgesamt wurden 22 Arten aus 14 Gattungen (s. Artenliste) entsprechend bearbeitet.

Meßmethoden

Um die Lagesymmetrie von freien Neuromasten und einigen grossen Knollenorganen am Kopf der untersuchten Mormyridae zu prüfen, wurden unter dem Mikroskop an einem Epidermis-Flächenpräparat von Marcusenius paucisquamatus Distanzmessungen zwischen den Hautsinnesorganen durchgeführt.
Zur Feststellung des Wachstums von freien Neuromasten und großen Knollenorganen wurden außerdem die Durchmesser bestimmter Einzelorgane (s.u. und Teil II) ermittelt. Im Falle ovaler Organe wurden die kleinsten und größten Durchmesser gemessen und anschließend gemittelt.
Die Umrechnungsfaktoren für die Meßeinheiten des verwendeten Okularmikrometers sind in den entsprechenden Kapiteln angegeben.

Statistik

Für die Untersuchung zur Lagesymmetrie der Hautsinnesorgane wurden die analogen Distanzen von beiden Seiten des Kopfes jeweils gegenübergestellt und die Differenz aus beiden Werten berechnet. Die Differenzwerte wurden dann in Prozent umgerechnet, ausgehend vom größeren der beiden Distanzwerte als 100 %. Schließlich wurden die Mittelwerte der Prozent-Differenzen aus 3 Distanzwerte-Gruppen (a, Neuromast - Neuromast; b, Knollenorgan - Knollenorgan; c, Neuromast - Knollenorgan) berechnet und miteinander verglichen.
Zum Wachstum von freien Neuromasten und einigen großen Knollenorganen wurden bei 30 Stomatorhinus fuliginosus und 23 Marcusenius paucisquamatus die Durchmesser von 8 Paar ausgewählter Neuromasten und 6 Paar großer Knollenorgane ermittelt (s.o.). Die gewonnenen Daten wurden dann zur Standardlänge in Beziehung gesetzt. Für jedes Sinnesorgan-Paar wurde der Korrelationskoeffizient ermittelt und die lineare Regression

berechnet (Tab. 4 u. 5, Teil II). Die Korrelationskoeffizienten wurden auf Signifikanz gegen 0 mit dem einseitigen t-Test, die Regression mit dem F-Test geprüft. Außerdem wurde jeweils die Homogenität der Koeffizienten sowohl der freien Neuromasten als auch der Knollenorgane mit dem χ^2-Test untersucht.

C ERGEBNISSE

Teil I: Das Kanalsystem der Kopfseitenlinie und seine Innervation im Zusammenhang mit der Innervierung der Elektrorezeptoren.

Die Mormyridae haben außer ihren Elektrorezeptoren auch ein mechanisches Seitenliniensystem. Dieses beschränkt sich nicht, wie von HARDER (1968a) angenommen, auf die Rumpfseitenlinie. Auch am Kopf ist ein gut ausgebildetes Kanalsystem vorhanden, das einige Besonderheiten aufweist. Dies soll an zwei Beispielen gezeigt werden.

1. Die Kopfseitenlinienkanäle und ihre Sinnesorgane bei Marcusenius paucisquamatus und Stomatorhinus fuliginosus.

Beide untersuchten Arten lassen am Kopf alle für Knochenfische typischen Seitenlinienkanäle erkennen:

a) Supraorbitalkanal: 6 Sinnespolster
b) Infraorbitalkanal: 10 bzw. 9 Sinnespolster
c) Mandibularkanal: 4 Sinnespolster
d) Praeoperculärkanal: 4 Sinnespolster
e) Hauptseitenlinienkanal: 2 Sinnespolster
f) Supratemporalkanal: 2 Sinnespolster

Abb. 1 gibt eine Übersicht über die Seitenlinienkanäle des Kopfes und ihre Sinnesorgane bei Marcusenius paucisquamatus. Über die Osteologie der beiden untersuchten Mormyriden-Gattungen berichtet TAVERNE (1971 u. 1972).

Die Ähnlichkeit des Kanalsystems mit dem von Gymnarchus niloticus (ALLIS, 1904) ist auffallend. In allen Kanälen befindet sich eine relativ geringe Anzahl von Sinnespolstern, die zum Teil sehr lang sind (bis zu 1500 µm, Abb. 1). Inwieweit es sich dabei um Verschmelzungen von ursprünglich mehreren Organen handelt, konnte nicht geklärt werden, da kein Material von ontogenetischen Stadien vorhanden ist.
Im histologischen Schnitt sind deutlich die Sinneshaare der Organe zu sehen, und auch die Cupulae der einzelnen Kanalorgane sind trotz fixationsbedingter Schrumpfung an ihrer typischen Vertikalstreifung zu erkennen (SATO, 1955a; van BERGEIJK & ALEXANDER, 1962; SHARMA, 1964). Zudem sind sie ebenso ungewöhnlich groß wie die Sinnespolster selbst.
Zwischen den Kanälen der linken und rechten Kopfhälfte gibt es an keiner Stelle eine Verbindung. Weiterhin existiert keine Öffnung der Kanäle nach außen, stattdessen finden sich in der Haut blind endende Seitenkanäle. Diese münden im rechten Winkel in die Hauptkanäle (Abb. 1), enthalten keine Sinnesorgane (vgl. HARDER, 1968a) und entsprechen den "primary tubes" von Gymnarchus (ALLIS, 1904). Sie treten nur dort auf, wo die Seitenlinienkanäle gänzlich in Knochen eingeschlossen sind. Auch aus den Poren der Rumpfseitenlinie gehen in der Haut liegende kurze Seitenkanäle hervor. Sie sind vor allem im vorderen Teil der Rumpfseitenlinie oft axial leicht gegabelt (HARDER, 1968a).
Der vordere Teil des Supraorbitalkanals, der Infraorbitalkanal im Bereich der ersten 2 Infraorbitalknochen und zwischen der Einmündung von Supraorbital- und Praeopercularkanal sowie der Mandibularkanal liegen in zum Teil sehr breiten Knochen-

---

Abb. 1: Das Kanalsystem der Kopfseitenlinie eines Marcusenius paucisquamatus mit 57 mm Standardlänge (nach einem Corium-Flächenpräparat).

A, Auge; *bShk*, blinde Seitenhautkanäle; *Hslk*, Hauptseitenlinienkanal; *HslO*, Hauptseitenlinien-Kanalorgan; *Iok*, Infraorbitalkanal; *IoO*, Infraorbital-Kanalorgan; *Mk*, Mandibularkanal; *MO*, Mandibular-Kanalorgan; *N*, Nasenöffnungen; *Pok*, Praeopercularkanal; *PoO*, Praeopercular-Kanalorgan; *Rslk*, Rumpfseitenlinienkanal; *RslO*, Rumpfseitenlinien-Kanalorgan; *Sok*, Supraorbitalkanal; *SoO*, Supraorbital-Kanalorgan; *Stk*, Supratemporalkanal; *StO*, Supratemporal-Kanalorgan.

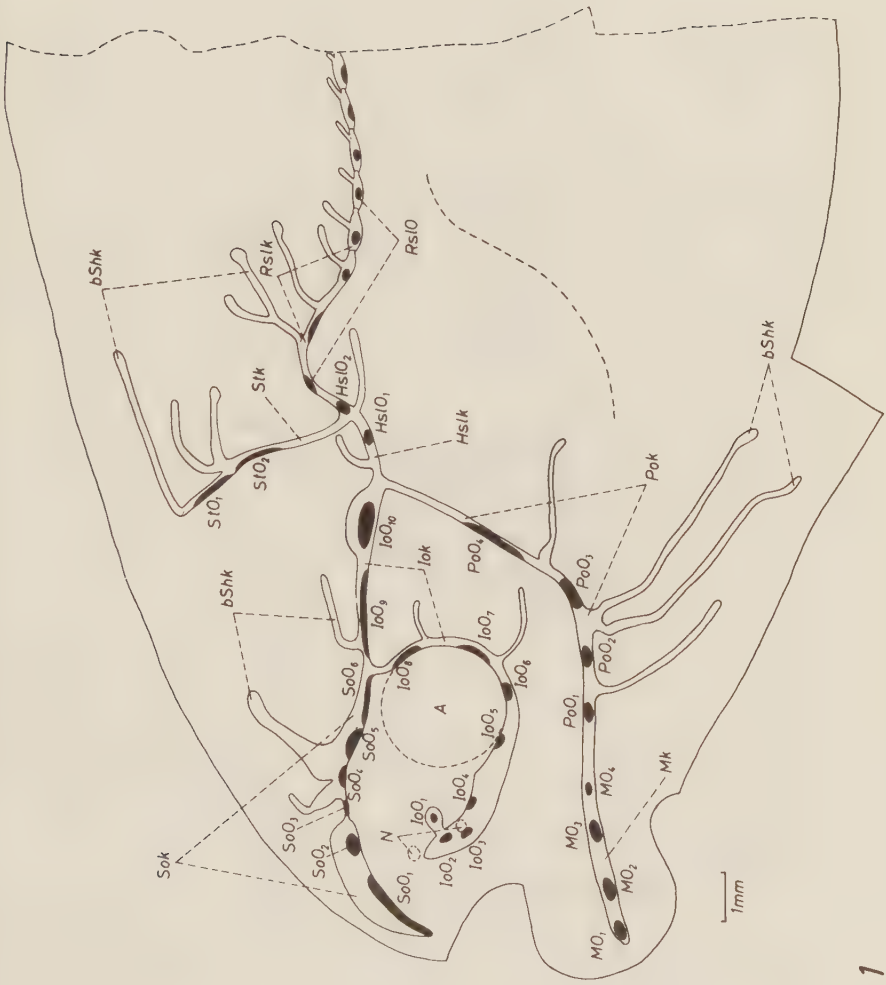

bShk
RsIk
RsIO
StIO1
StIO2
StIk
HsIO2
HsIO1
HsIk
PoIk
PoO4
PoO3
PoO2
PoO1
bShk
IoO10
IoIk
IoO9
IoO8
IoO7
IoO6
IoO5
IoO4
IoO3
IoO2
IoO1
A
N
SoO6
SoO5
SoO4
SoO3
SoO2
SoO1
SoIk
bShk
MO1
MO2
MO3
MO4
MIk
1mm

Abb. 1

rinnen, die durch eine Bindegewebsmembran verschlossen sind. Auf diese Weise stellen die betreffenden Abschnitte ausgedehnte Sinus dar. Die Mormyridae zeigen in dieser Beziehung große Ähnlichkeit mit den Notopteridae (OMARKHAN, 1949, KAPOOR, 1963).
Nachfolgend nun der Verlauf der einzelnen Kanäle und die Lage der Kanalorgane bei Stomatorhinus fuliginosus. Im Wesentlichen gibt dies auch die Verhältnisse bei Marcusenius paucisquamatus wieder. Die Beschreibung erfolgt anhand von Serienschnitten, die von einem S. fuliginosus mit 32 mm Standardlänge stammen. Dieses Tier war fast ausgewachsen, denn die Geschlechtsreife tritt mit ca. 35 mm Standardlänge ein (HARDER, pers. Mitteilung).

Supraorbitalkanal

Der Supraorbitalkanal läßt sich in zwei Abschnitte gliedern, der vordere wird vom Nasalknochen begrenzt, den hinteren trägt das Frontale. Beide Teile sind nur durch ein feines Knochenkanälchen im Frontale miteinander verbunden (Abb. 4, VkSok). Bei M. paucisquamatus werden dieselben Verhältnisse angetroffen.
Das Nasale ist eine leicht hakenförmig gebogene Knochenrinne, die rostral im Querschnitt dreieckig ist und caudal mehr Wannenform besitzt (Abb. 2 u. 3). Die mediale und laterale Lamina dieses Knochens begrenzen den Supraorbitalkanal seitlich. Zur Körperoberfläche hin schließt ihn zunächst eine Bindegewebsmembran ab. Zwischen dieser und der Haut befindet sich außerdem noch eine ziemlich dicke Schicht von Fettgewebe (Abb. 2).
Im vorderen Teil des Supraorbitalkanals liegen zwei Sinnespolster (Abb. 1, 2 u. 3, SoO). Das erste nimmt fast die Hälfte dieses Abschnitts ein; in Abb. 2 ist es rechts auf langer Strecke angeschnitten. Wesentlich kleiner ist das zweite Sinnesorgan (Abb. 1).
Ein drittes, sehr kleines Kanalorgan liegt in dem schon erwähnten feinen Knochenkanälchen, das die Verbindung zwischen vorderem und hinterem Teil des Supraorbitalkanals herstellt (Abb. 4).

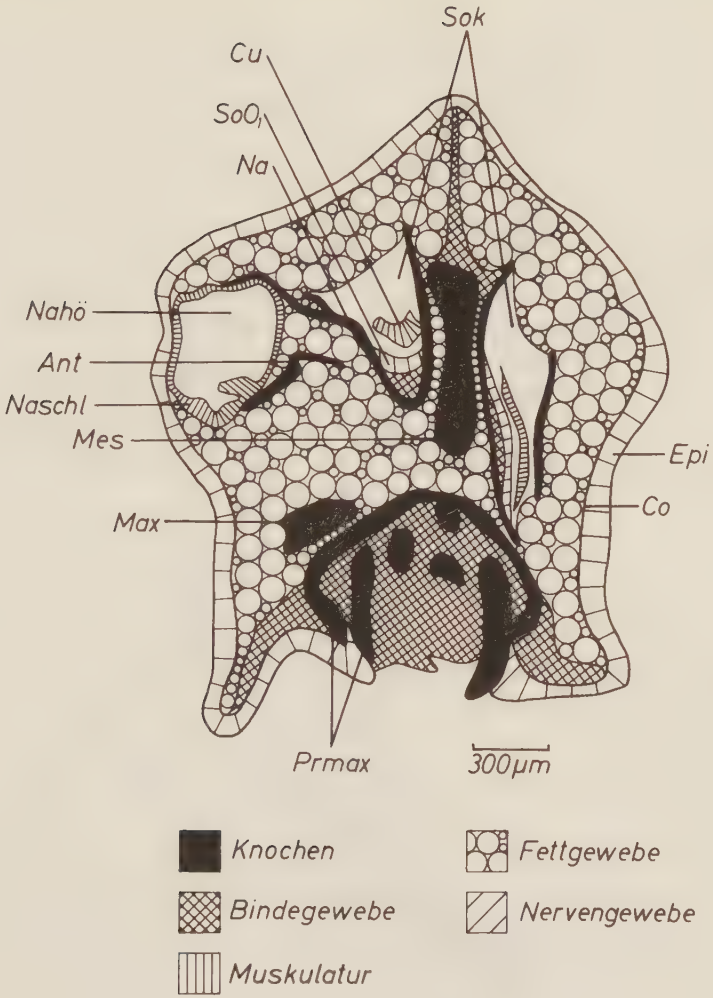

Sok
Cu
SoO1
Na
Nahö
Ant
Naschl
Mes
Epi
Co
Max
Prmax
300µm
Knochen
Fettgewebe
Bindegewebe
Nervengewebe
Muskulatur

Abb. 2

Im hinteren Abschnitt zweigen gleich zu Anfang hintereinander zwei blinde Seitenhautkanäle ab. Der vordere ist sehr kurz, der hintere etwa doppelt so lang und relativ breit (Abb. 1). Die Seitenhautkanäle (bShk) führen dorsocaudad zum Integument und verlaufen innerhalb des Corium, sind also durch keine Fettschicht von der Körperoberfläche getrennt. Im Mündungsbereich beider Seitenkanäle befindet sich das 4. Kanalorgan. Dieses und das 5. Sinnespolster erstrecken sich schräg zur Körperlängsachse und damit zur Längsachse des Kanals von rostrolateral nach caudomedial über die ganze Breite des Kanallumens (Abb. 6). Im Bereich des 5. Kanalorgans wird der Supraorbitalkanal ganz vom Frontalknochen eingeschlossen und verengt sich nach hinten wieder etwas (Abb. 1). Dort liegt ein wiederum langes 6. Sinnespolster, das caudalwärts bis zur Vereinigungsstelle von Supraorbital- und Infraorbitalkanal reicht.

---

zu den Abb. 2 - 4 und 6 - 12:

Ausschnittszeichnungen von Transversalschnitten durch den Kopf eines Stomatorhinus fuliginosus (32 mm SL). Die Abb. zeigen u.a. die Kanäle der Kopfseitenlinie und ihre Sinnesorgane. Die einzelnen Schnitte sind von hinten gesehen und folgen in caudader Richtung aufeinander.

A, Auge; *Ach*, Ampulla canalis horizontalis; *Acp*, Ampulla canalis posterioris; *Bhy*, Basihyale; *Bo*, Basioccipitale; *bShk*, blinder Seitenhautkanal; *Ca*, Canalis anterior; *Ch*, Canalis horizontalis; *Chy*, Ceratohyale; *Co*, Corium; *Cp*, Canalis posterior; *Cu*, Cupula; *De*, Dentale; *Ecpt*, Ectopterygoid; *Ehy*, Epihyale; *Ep*, Epioticum; *Epi*, Epidermis; *Exo*, Exooccipitale; *Fr*, Frontale; *Gbl*, Gehörblase; *Geh*, Gehirn; *Hslk*, Hauptseitenlinienkanal; *Hyom*, Hyomandibulare; *Iok*, Infraorbitalkanal; *IoO*, Infraorbital-Kanalorgan; *Iop*, Interoperculum; *Iorb*, Infraorbitale; *Max*, Maxillare; *Mes*, Mesethmoid; *Mk*, Mandibularkanal; *MO*, Mandibular-Kanalorgan; *Mpt*, Metapterygoid; *Muhö*, Mundhöhle; *Muschl*, Mundschleimhaut; *Na*, Nasale; *Nag*, Nasengang; *Nagep*, Nasengangepithel; *Nahö*, Nasenhöhle; *Naschl*, Nasenschleimhaut; *Op*, Operculum; *Ophö*, Operculahöhle; *Ophöep*, Operculahöhlenepithel; *Osph*, Orbitosphenoid; *Pa*, Parietale; *Pok*, Praeopercularkanal; *PoO*, Praeopercular-Kanalorgan; *Pop*, Praeoperculum; *Prmax*, Praemaxillare; *Pro*, Prooticum; *Ps*, Parasphenoid; *Psph*, Pleurosphenoid; *Pto*, Pteroticum; *Qu*, Quadratum; *Soc*, Supraoccipitale; *Sok*, Supraorbitalkanal; *SoO*, Supraorbital-Kanalorgan; *Sph*, Sphenoticum; *St*, Supratemporale; *Stk*, Supratemporalkanal; *Uhy*, Urohyale; *Utr*, Utriculus; *VkSok*, Verbindungskanälchen des Supraorbitalkanals; *Vu*, Vestibulum utriculi; *Zu*, Zunge.

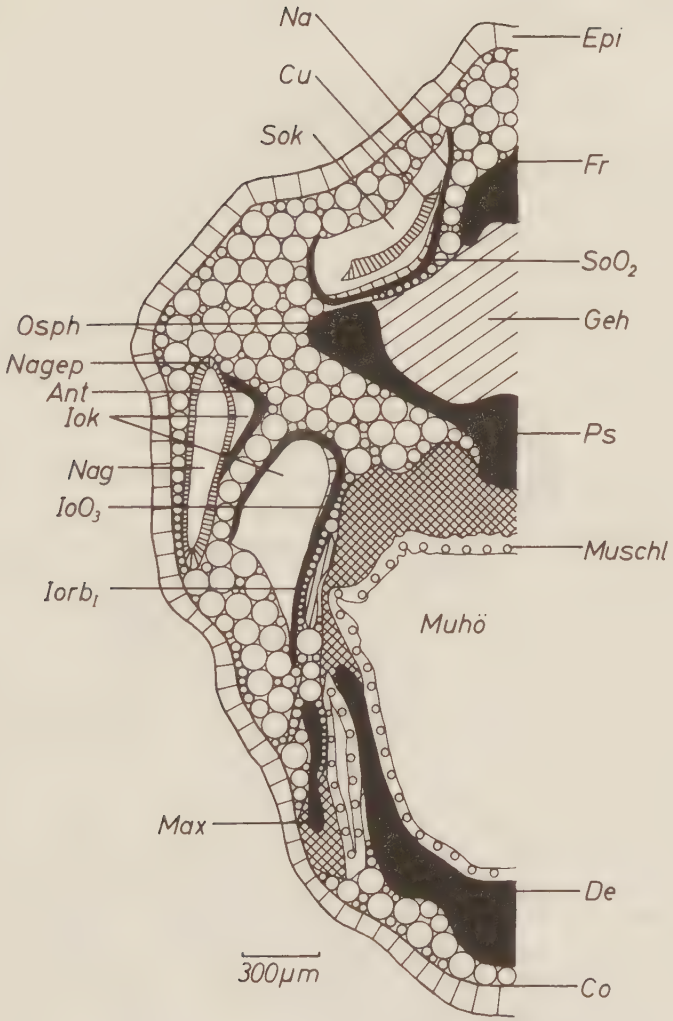

Na
Cu
Sok
Epi
Fr
SoO2
Geh
Osph
Nagep
Ant
Iok
Ps
Nag
IoO3
Muschl
Iorbl
Muhö
Max
De
300µm
Co

Abb. 3

Infraorbitalkanal

Der Infraorbitalkanal enthält bei S. fuliginosus 9, bei M. paucisquamatus 10 Kanalorgane (Abb. 1, IoO). Dies ist der einzige Unterschied zwischen den Kanalsystemen der beiden Arten.
7 bzw. 8 Sinnespolster liegen im orbitalen Anteil des Infraorbitalkanals, die restlichen 2 Organe im postorbitalen Abschnitt (Abb. 1). Die 7 orbitalen Kanalorgane verteilen sich bei S. fuliginosus auf folgende Knochen (Anzahl der Organe in Klammern:
Antorbitale (2), Infraorbitale I (2), Infraorbitale II - IV (je 1).
Das Antorbitale liegt bei S. fuliginosus als selbständiger Knochen vor und hat zwei löffelartige Vertiefungen, die durch einen kurzen Knochentunnel miteinander in Verbindung stehen. An die vordere Vertiefung schließt direkt das Infraorbitale I an, die hintere liegt dorsolateral dazu mit ihrer Bindegewebs-Deckmembran dem Nasengangepithel an (Abb. 3 u. 5a). Die Verhältnisse bei M. paucisquamatus sind praktisch identisch, nur sind dort Antorbitale und Infraorbitale I miteinander verschmolzen (Abb. 5b), sodaß 4 Kanalorgane im 1. Infraorbitalknochen angetroffen werden. Die restlichen 4 Sinnespolster verteilen sich auf die Infraorbitalia II - V (die Gattung Marcusenius weist im Vergleich zu Stomatorhinus 1 Infraorbitalknochen mehr auf, TAVERNE, 1971 u. 1972).
Die Infraorbitalia I und II bilden bei beiden Arten, ähnlich wie das Nasale, breite Rinnen, deren Öffnungen lateroventrad gerichtet sind (Abb. 3 u. 5). Dadurch entstehen wieder große Sinus, deren Lumen nach außen durch eine Bindegewebsmembran verschlossen ist. Darüber liegt, wie schon beim Supraorbitalkanal, eine dicke Fettgewebsschicht zwischen Membran und Corium (Abb. 3). Die Sinnespolster haben im Bereich dieser Sinus eine runde bis ovale Grundfläche und liegen am Grunde der Knochenrinne und/oder der inneren Knochenlamina auf (Abb. 3, 6 u. 7). Dort nehmen sie zumindest in ihrem zentralen Teil fast die gesamte Breite des Kanallumens ein und zeigen eine entsprechend große Cupula (Abb. 6). Die letzten beiden bzw.

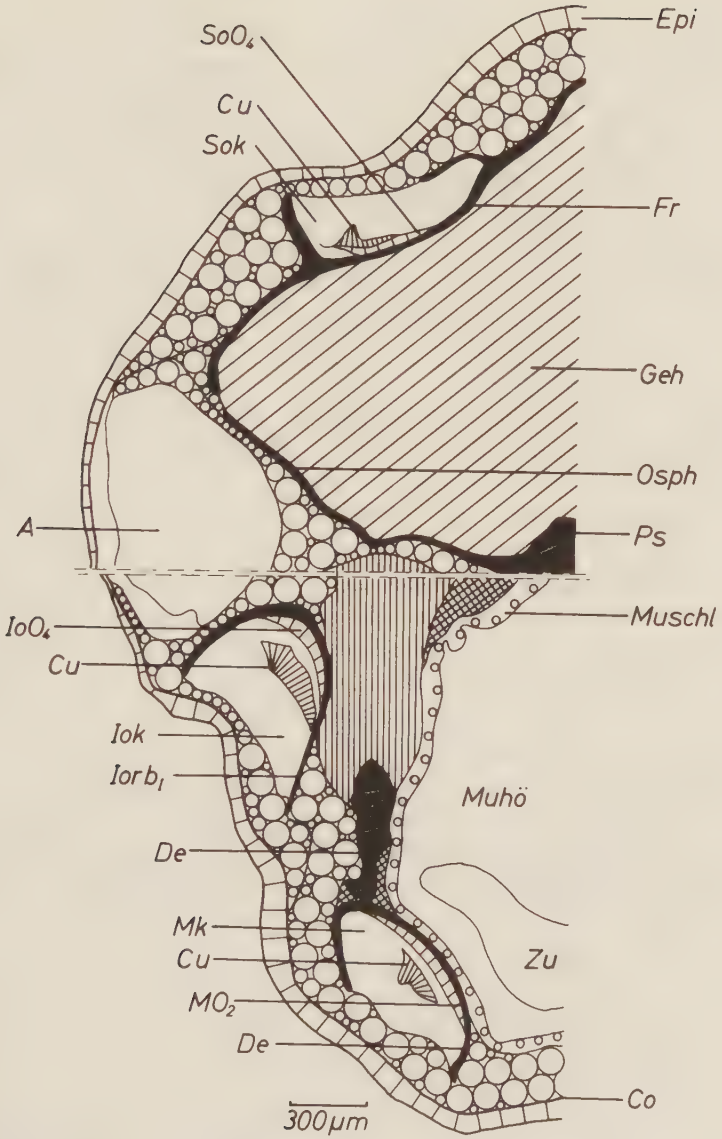

Epi
SoO_4
Cu
Sok
Fr
Geh
Osph
A
Ps
Muschl
IoO_4
Cu
Iok
$Iorb_1$
Muhö
De
Mk
Cu
Zu
MO_2
De
Co
300µm

Abb. 4

drei Infraorbitalknochen bilden enge Röhren, die um das Auge herum bis zur Mündungsstelle des Supraorbitalkanals in den Infraorbitalkanal reichen (Abb. 1). In diesem Abschnitt liegen die Infraorbital-Kanalorgane 6 und 7 bei S. fuliginosus bzw. 6 - 8 bei M. paucisquamatus (Abb. 7 bzw. 1). Jeweils am ventralen Ende des Infraorbitale IV bzw. der Infraorbitalia IV und V zweigen caudad gerichtete Seitenhautkanäle mit mehr oder weniger horizontalem Verlauf ab (Abb. 1 u. 7).

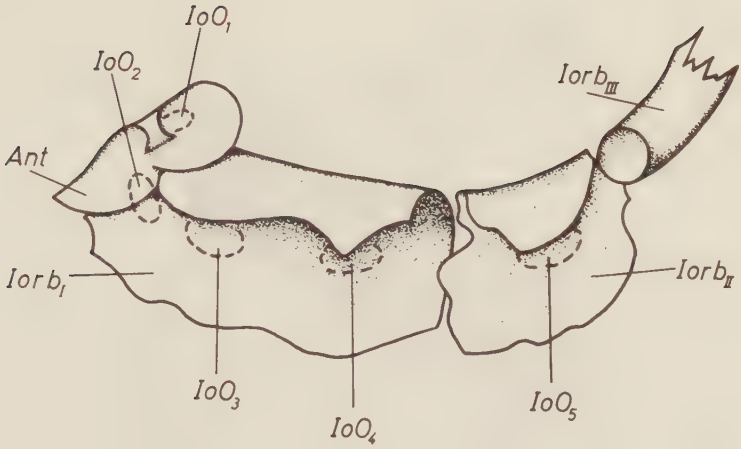
Im postorbitalen Abschnitt des Infraorbitalkanals liegen die Sinnespolster 8 und 9 bzw. 10 bei M. paucisquamatus (Abb. 1) in einer Knochenrinne, die zunächst vom Pteroticum und dann vom Exooccipitale gebildet wird (Abb. 8, 9, 10 u. 11). Kanalorgan 8 bzw. 9 nimmt fast die gesamte vordere Hälfte dieses Abschnittes ein. An seinem Vorderende zweigt ein blinder Seitenhautkanal ab, der nach kurzem dorsaden Verlauf caudad umknickt (Abb. 1 u. 8, bShk). In der hinteren Hälfte, im Bereich von Kanalorgan 9 bzw. 10, weitet sich der Kanal zu einem Sinus (Abb. 1 u. 9). Hier, im vorderen Teil des Foramen temporalis, wird dieser nach außen durch eine dünne Knochenlamelle, das Supratemporale, abgeschirmt, median hat er Membrankontakt mit dem Gehirn (Abb. 10). Weiter caudal wird der Sinus von der Gehörblase nach außen abgedrängt (Abb. 11). Mit ihr dürfte er, deren vollständige Füllung vorausgesetzt, hauptsächlich in transversaler Ebene ebenfalls in Kontakt stehen.
Sich verengend kommt der Infraorbitalkanal schließlich lateral auf das Exooccipitale zu liegen, wo er nur noch minimalen Membrankontakt mit der Gehörblase hat, und endet an der Mündungsstelle des Praeopercularkanals in den Hauptseitenlinienkanal (Abb. 11).

Abb. 5: Lage der Infraorbital-Kanalorgane (gestr. Linie) im Bereich des Antorbitale und der Infraorbitalia I und II bei

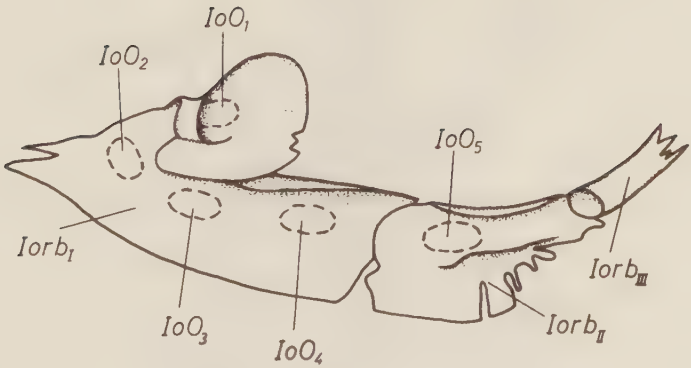
a) Stomatorhinus fuliginosus,

b) Marcusenius paucisquamatus .

Ant, Antorbitale; *IoO*, Infraorbital-Kanalorgan; *Iorb*, Infraorbitale.


IoO1
IoO2
Ant
Iorb I
IoO3
IoO4
IoO5
Iorb II
Iorb III

a)


IoO1
IoO2
Iorb I
IoO3
IoO4
IoO5
Iorb III
Iorb II

b)

Abb. 5

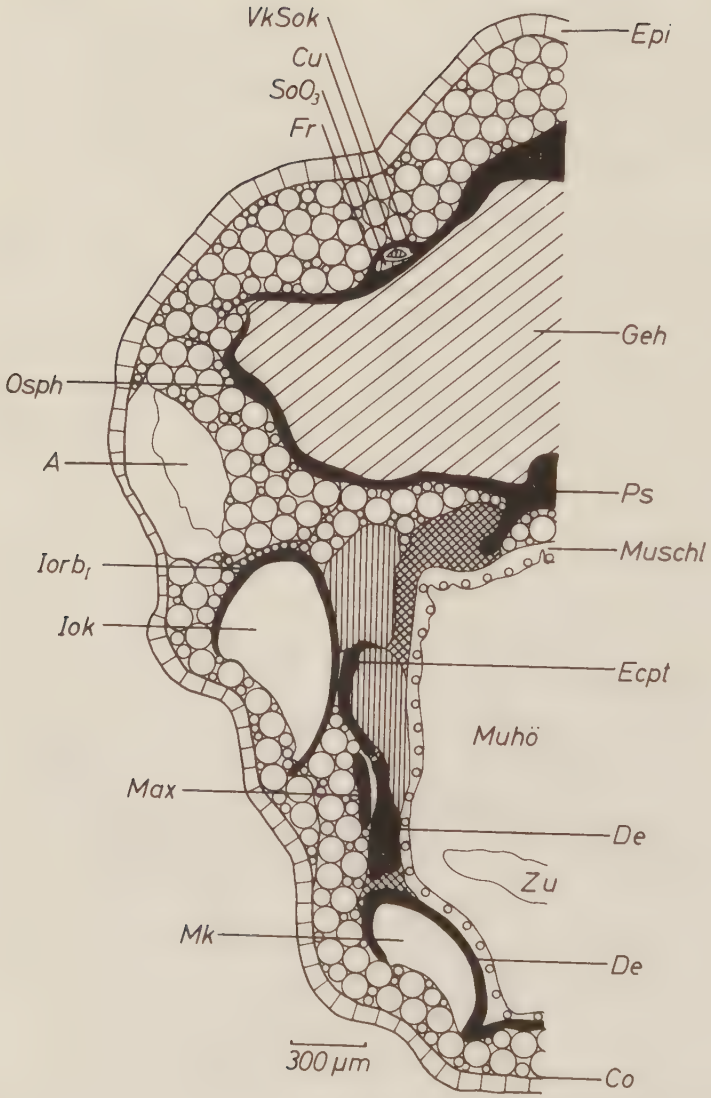

VkSok
Cu
SoO_3
Fr
Epi
Geh
Osph
A
Ps
Muschl
$Iorb_1$
Iok
Ecpt
Muhö
Max
De
Zu
Mk
De
300 µm
Co

Abb. 6

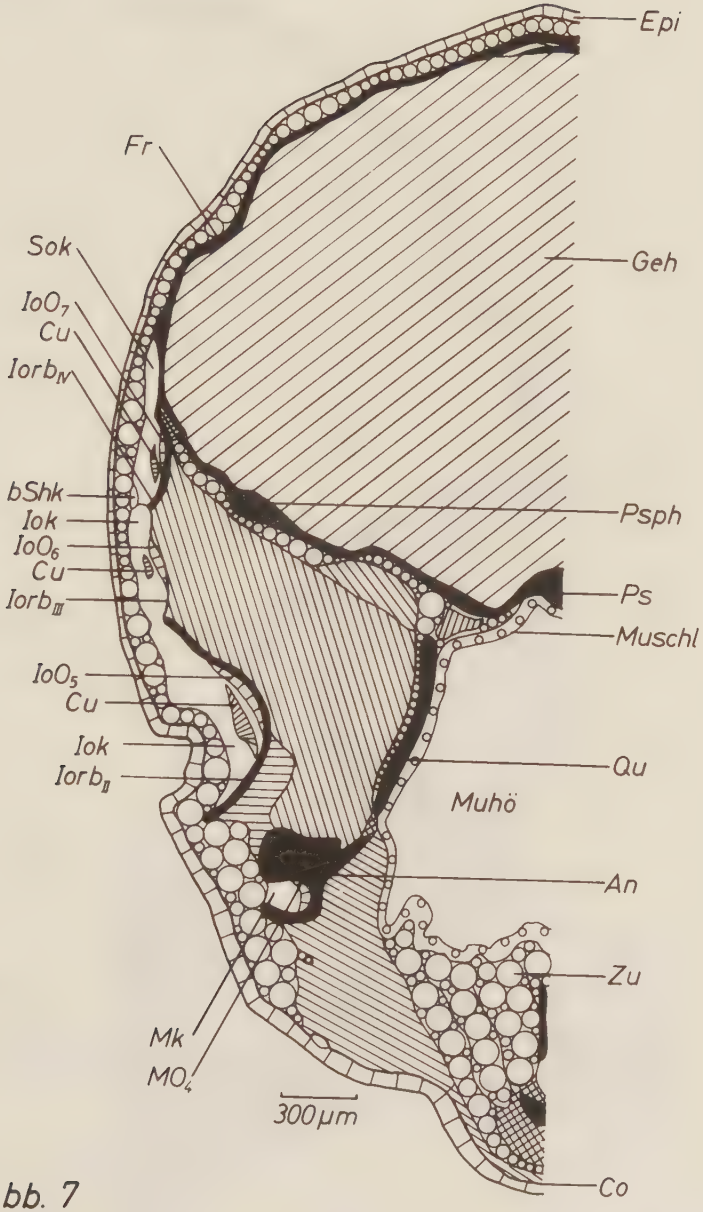

Epi
Fr
Sok
Geh
IoO7
Cu
Iorb IV
bShk
Iok
IoO6
Cu
Iorb III
Psph
Ps
Muschl
IoO5
Cu
Iok
Iorb II
Qu
Muhö
An
Zu
Mk
MO4
300 µm
Co

Abb. 7

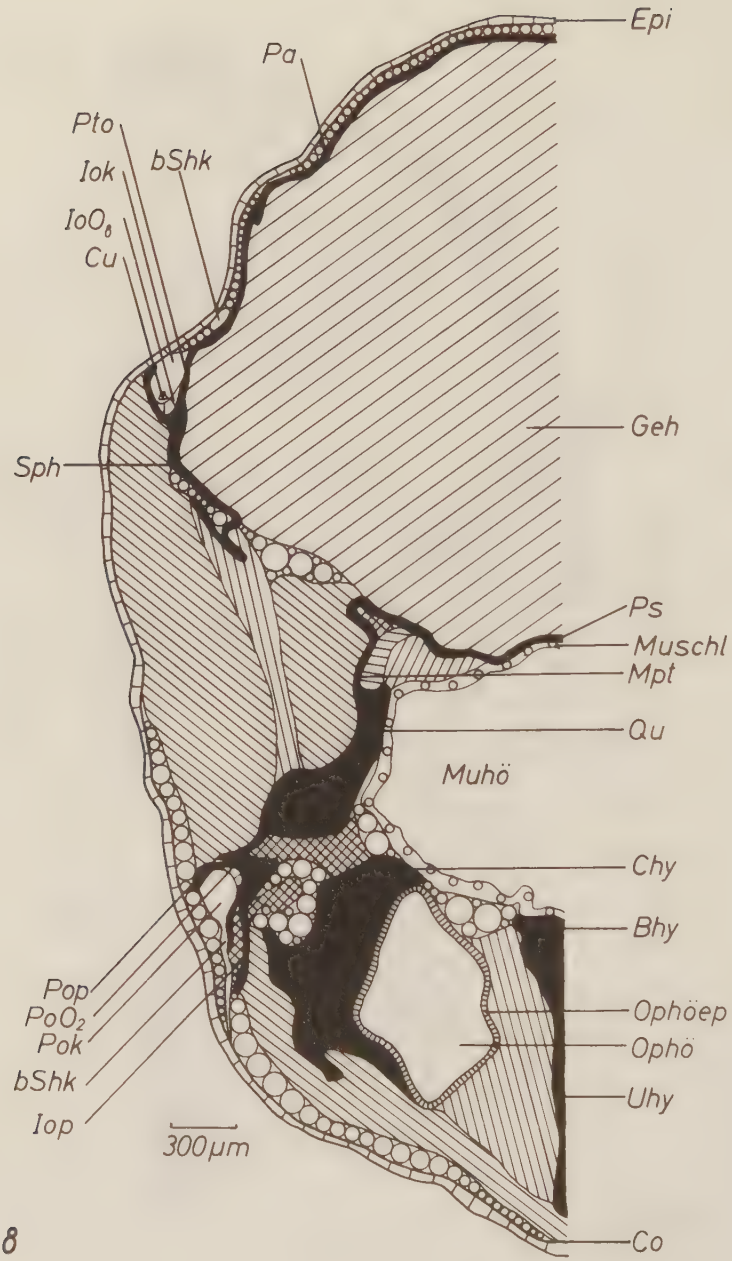

Epi
Pa
Pto
Iok
bShk
IoO$_6$
Cu
Geh
Sph
Ps
Muschl
Mpt
Qu
Muhö
Chy
Bhy
Ophöep
Ophö
Uhy
Co
Pop
PoO$_2$
Pok
bShk
Iop
300µm

Abb. 8

Mandibularkanal

Der Mandibularkanal wird von zwei Knochen getragen, dem Dentale und dem Angulare. Das Dentale hat an seiner lateralen Flanke die Gestalt einer breiten Knochenrinne (Abb. 4 u. 6, De), deren Öffnung ventrolaterad zeigt. In diesem Sinus liegen 3 mittelgroße Sinnespolster (Abb. 1 u. 6, MO). Das Angulare hat mit einem sehr kleinen 4. Kanalorgan nur geringen Anteil am Mandibularkanal (Mk). In seinem Bereich verengt sich der Kanal wieder (Abb. 6 u. 7) und geht in den Praeopercularkanal über.

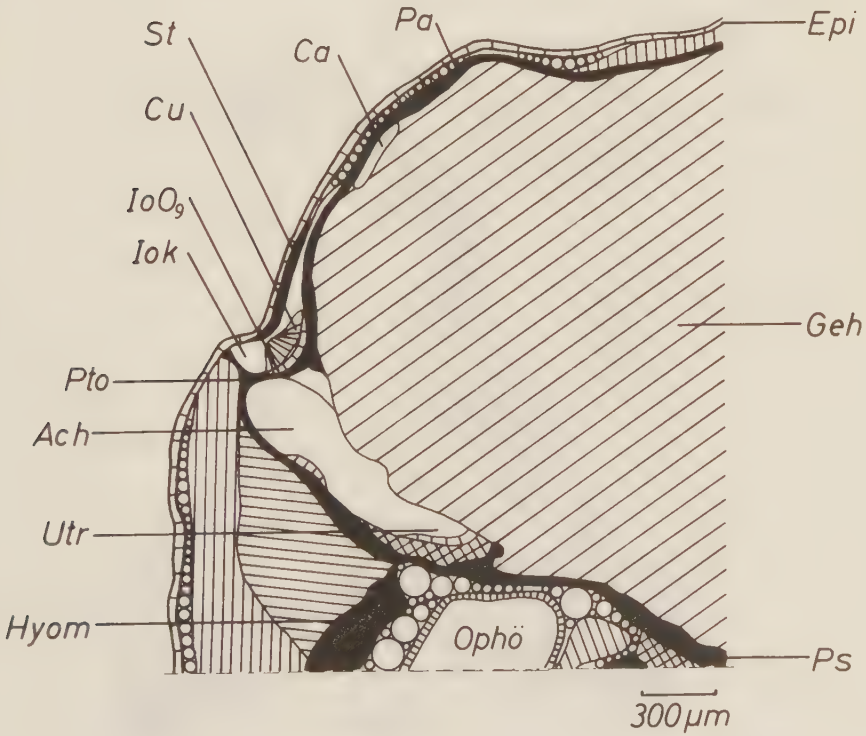


Abb. 9

Praeopercularkanal

Der Praeopercularkanal hat die Form einer engen Röhre (Abb. 8, Pok), gebildet vom Praeoperculum (Pop). In ihr liegen vier Sinnesorgane, die vorderen beiden sind etwas kleiner als die Organe 3 und 4 (Abb. 1, PoO). Zwischen dem 1. und 2. Sinnespolster zweigt ein blinder Seitenhautkanal mit ventrocaudadem Verlauf ab. Weiterhin münden zwei blinde Seitenkanäle zwischen dem 2. und 3. Organ (Abb. 1 u. 8, bShk), die den gleichen Verlauf nehmen, aber etwa doppelt so lang sind. Schließlich mündet noch ein 4. blinder Seitenhautkanal zwischen den Praeopercular-Kanalorganen 3 und 4, der caudad verläuft. Seine Länge entspricht der des ersten Seitenkanals (Abb. 1).

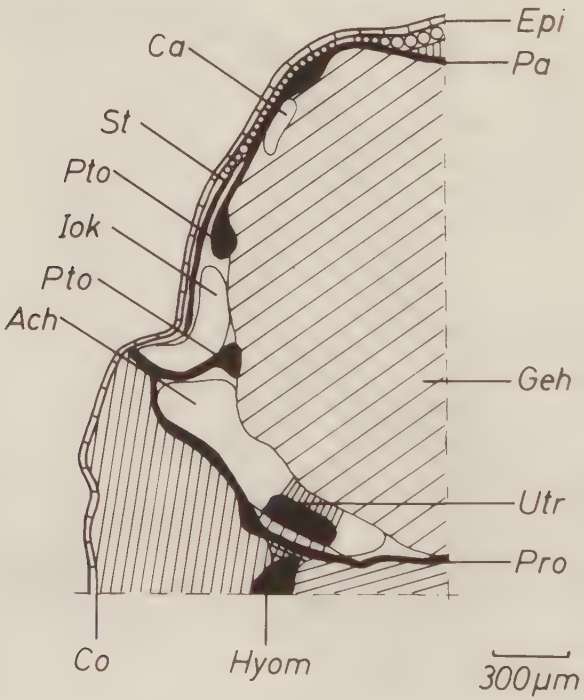


Abb. 10

Der Praeopercularkanal trifft in Höhe der Gehörblase auf den Hauptseitenlinienkanal des Kopfes (Abb. 1 u. 11, Hslk).

Hauptseitenlinienkanal

Der Hauptseitenlinienkanal (Hslk) des Kopfes, der als craniale Verlängerung des Rumpfseitenlinienkanals zu betrachten ist, gibt dorsad den Supratemporalkanal ab. Nach vorn teilt er sich in den Praeopercular- und den Infraorbitalkanal (Abb. 1). Er verläuft, dem Exooccipitale lateral aufliegend, am ventralen Rand des Supratemporales. Dieses zieht sich allerdings im caudalen Teil des Foramen temporalis dorsad zurück, sodaß der Hauptseitenlinienkanal Membrankontakt mit der Gehörblase bekommt (Abb. 11 u. 12). Der Hauptseitenlinien-

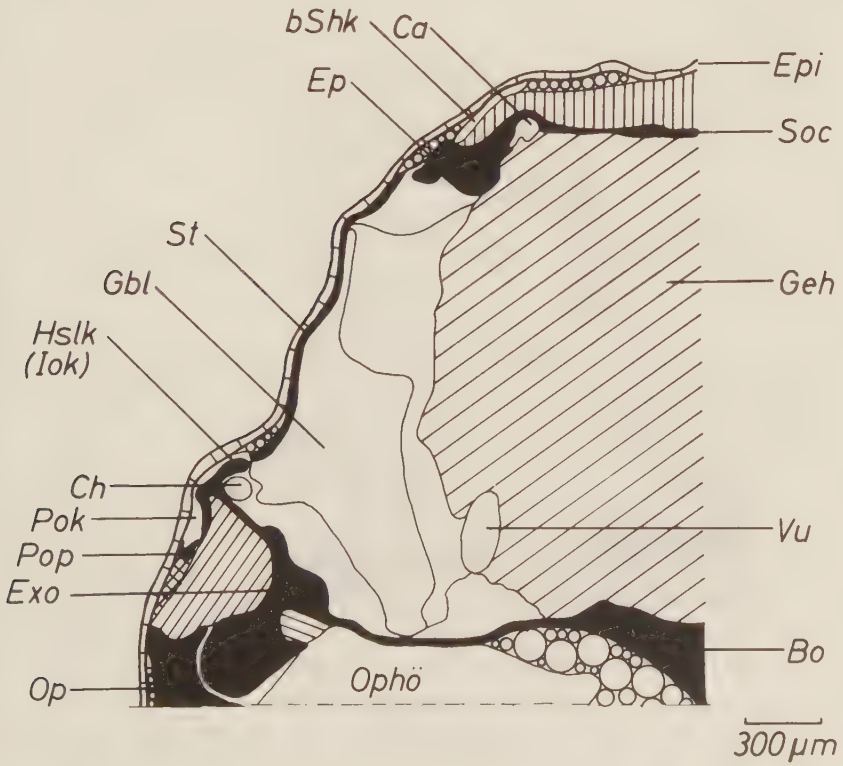


Abb. 11

kanal enthält zwei mittelgroße Sinnespolster. Jeweils rostral von diesen zweigt ein blinder Seitenhautkanal ab, der erste dorsocaudad und der zweite ventrocaudad (Abb. 1).

Supratemporalkanal

Dieser Kanal (Stk) liegt am caudalen Rand des Supratemporales. Er verläuft rostrodorsad und enthält 2 langgestreckte Sinnespolster (Abb. 1). Zwischen beiden Organen zweigt ein Paar blinder Seitenhautkanäle ab, der erste mit caudadem Verlauf, der zweite in einem leicht dorsocaudaden Bogen. Beide sind relativ kurz. Ein dritter blinder Seitenkanal bildet eine caudad abgeknickte Verlängerung des knöchernen Kanals

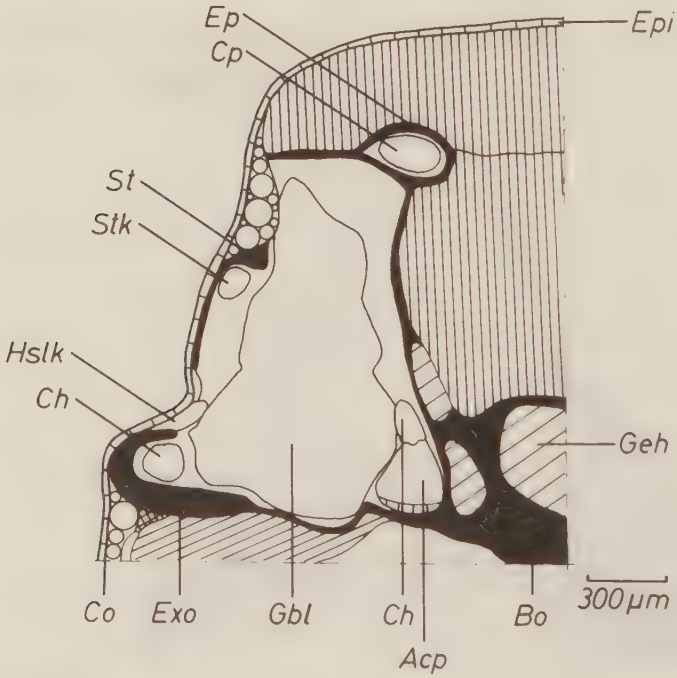


Abb. 12

und ist etwa doppelt so lang wie die beiden anderen Seitenkanäle.
Während die dorsale Hälfte des Kanals eine geschlossene Knochenröhre darstellt, verläuft der ventrale Teil in einer Knochenrinne auf der Innenseite des Supratemporales. In diesem Bereich trennen den Kanal und die Gehörblase nur ihre Membranen (Abb. 12, Stk u. Gbl).

Rumpfseitenlinienkanal

Der Rumpfseitenlinienkanal nimmt seinen Anfang im Posttemporale und Hypercleithrum und wird im weiteren Verlauf von den Seitenlinienschuppen getragen. Wie Abb. 1 zeigt, treten auch hier im vorderen Teil alternierend mit den Kanalorganen blinde Seitenhautkanäle auf, die nach hinten zunehmend kürzer werden und dorsocaudad gerichtet sind. Sie sind sicher analog zu den knöchernen Divertikeln in den Seitenlinienschuppen. Diese Divertikel haben ebenfalls dorsocaudade Richtung und sind mit einer häutigen Membran verschlossen (HARDER, 1968 a).

2. Die Innervation der Elektrorezeptoren und der Kanalorgane der Kopfseitenlinie

Obwohl bei den Mormyridae die nervösen Leitungsbahnen sowohl der Elektrorezeptoren als auch der mechanischen Seitenlinie zu zwei mächtigen Seitenliniennerven zusammengefaßt das Gehirn erreichen, läßt sich in der Peripherie eine klare Trennung der Innervation beider Sinnesorgansysteme beobachten. Abb. 13 zeigt den Verlauf der Hauptanteile beider Nervi laterales von Marcusenius paucisquamatus, wobei zu erkennen ist, daß die Hauptmasse beider Nerven der Innervierung von Elektrorezeptoren dient (schwarz), während ein weitaus geringerer Anteil (weiß) für die Versorgung mechanischer Seitenlinienorgane (Kanalorgane) zuständig ist (die Fasern der mechanischen Rumpfseitenlinie wurden hier nicht berücksich-

tigt). Ein weiterer Teil des vorderen Seitenliniennervs (Nervus lateralis prooticus), der in früheren Arbeiten (STENDELL, 1916; HARDER, 1968a) nicht erwähnt wird und erst in jüngster Zeit (BELL, 1981; WULLIMANN, 1981) Beachtung fand, ist in Abb. 14 dargestellt. Er zweigt kurz nach dem Austritt des N.lat.proot. aus dem Gehirn von diesem ab, um sich dem Ramus ophthalmicus profundus des Nervus trigeminus anzuschließen (WULLIMANN, 1981). In der Folge verläuft er rostromedial des vorderen Seitenliniennervs und innerviert die Supraorbital- und Infraorbital-Kanalorgane (Abb. 14). Nach WULLIMANN (1981) handelt es sich bei diesem Lateralisanteil um den Ramus ophthalmicus n.lat.proot., der sich in seinem weiteren Verlauf auf den R.ophth.prof.n.trig. und den R.maxill.n.trig. verteilt. Den eigenen Beobachtungen nach lassen sich die Lateralisanteile als selbständige Nervenäste erkennen, sodaß sie richtigerweise die Namen Ramus ophthalmicus profundus n.lat. proot. bzw. Ramus maxillaris profundus n.lat.proot. erhalten sollten.

Der Hauptstamm des N.lat.proot. (Abb. 13, I) teilt sich in seinem weiteren Verlauf in drei Hauptäste auf (vgl. STENDELL, 1916; HARDER, 1968a), die ein gemeinsames Ganglion (!)(WULLIMANN, 1981) besitzen. Ein Seitenzweig zieht dorsal in die Stirnregion (Abb. 13, Ia), ein zweiter in den Oberkiefer (Ib) und ein dritter in die Mundbodenregion und zur Kehlgegend (Ic). Während die beiden ersten Äste ausschließlich Elektro-

---

Abb. 13: Innervation der Mandibular-, Praeopercular-, Hauptseitenlinien- und Supratemporal-Kanalorgane (weiß) sowie der Elektrorezeptoren (schwarz) bei Marcusenius paucisquamatus (von medial).

A, Auge; *N*, Nasenöffnungen; *HslO*, Hauptseitenlinien-Kanalorgane; *MO*, Mandibular-Kanalorgane; *PoO*, Praeopercular-Kanalorgane; *RslO*, Rumpfseitenlinien-Kanalorgane; *StO*, Supratemporal-Kanalorgane.

I, Nervus lateralis prooticus; *Ia*, Ramus ophthalmicus superficialis n.lat.proot.; *Ib*, Ramus maxillaris superficialis n.lat. proot.; *Ic*, Ramus mandibularis n.lat.proot.; *Id*, Ramus temporalis (nuchalis) superficialis n.lat.proot.; *II*, Nervus lateralis metaoticus; *IIa*, Ramus dorsalis n.lat.metaot.; *IIb*, Ramus lateralis n.lat.metaot..

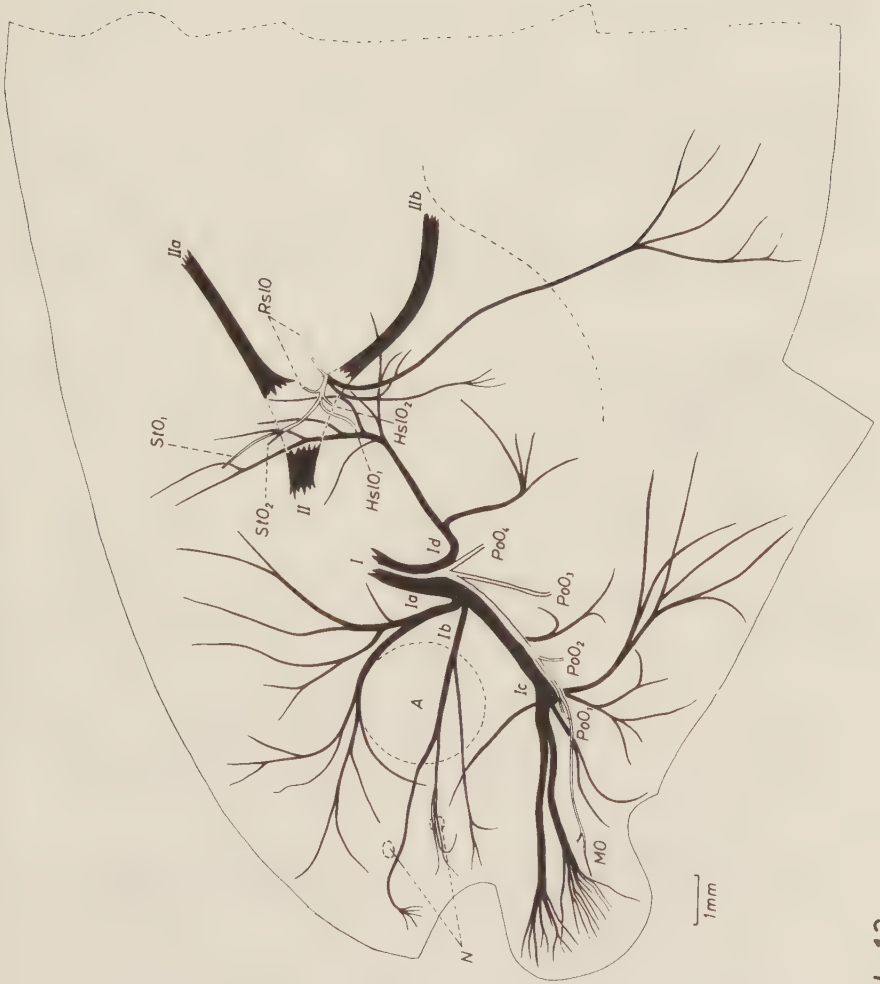

IIa
RsIO
IIb
SIO1
SIO2
II
HsIO1
HsIO2
I
Id
Ia
Ib
Ic
A
PoO4
PoO3
PoO2
PoO1
MO
N
1mm

Abb. 13

rezeptoren innervieren, enthält der verbleibende Hauptast eine geringe Menge Nervenfasern, die die Kanalorgane von Mandibular- und Praeopercularkanal versorgen (Abb. 13, weiß).

Die Nervenäste, die der Versorgung von Elektrorezeptoren dienen, verlaufen kurz nach Verlassen des Hauptbündels superfiziell. Dementsprechend handelt es sich bei dem in die Stirnregion ziehenden Seitenast, dem WULLIMANN (1981) irrtümlich die Innervation sowohl von Elektrorezeptoren als auch mechanischen Seitenlinienorganen zuschrieb, um einen Ramus ophthalmicus superficialis n.lat.proot. und beim Oberkieferast sinngemäß um einen Ramus maxillaris superficialis n.lat.proot.. Dieser passiert das Auge erst medial parallel zum oben beschriebenen R.maxill.prof., bevor sein Verlauf superfiziell wird.
Auch beim dritten Hauptast, dem R.mand.n.lat.proot. müßte ein Unterschied gemacht werden zwischen profunden Fasern der mechanischen Seitenlinie und entsprechend superfiziellen, die der Versorgung der Elektrorezeptoren dienen. Hier ist aber eine Trennung optisch nicht so leicht zu vollziehen.
Ein weiterer Seitenzweig des vorderen Seitenliniennervs verläßt den Nervenstamm auf fast derselben Höhe wie die ersten beiden oben genannten Äste. Er zieht in caudaler Richtung in die Nackengegend (vgl. HARDER, 1968a, bei Gnathonemus petersii), wo er im Bereich der Temporalknochen Elektrorezeptoren innerviert (Abb. 13, Id). In seiner Stärke steht er dem R. maxill.superf. nicht nach und sollte deshalb den Namen Ramus nuchalis (von arabisch "nucha" = der Nacken, WERNER, 1972) oder Ramus temporalis superficialis n.lat.proot. erhalten.

Der hintere Seitenliniennerv ist weniger gegliedert als der vordere. Er wird als Teil des Vagus (X) angesehen (HARDER, 1975) und verzweigt sich kurz nach dem Verlassen des Gehirns in einen schwächeren dorsalen und einen starken lateralen Ast (Abb. 13, II, IIa u. IIb). Nach der vorherrschenden Meinung innerviert der Ramus dorsalis n.lat.metaot. ausschließlich Elektrorezeptoren am Rücken. ROTH & SZABO (1969) sind dagegen der Ansicht, daß zumindest bei Gnathonemus pe-

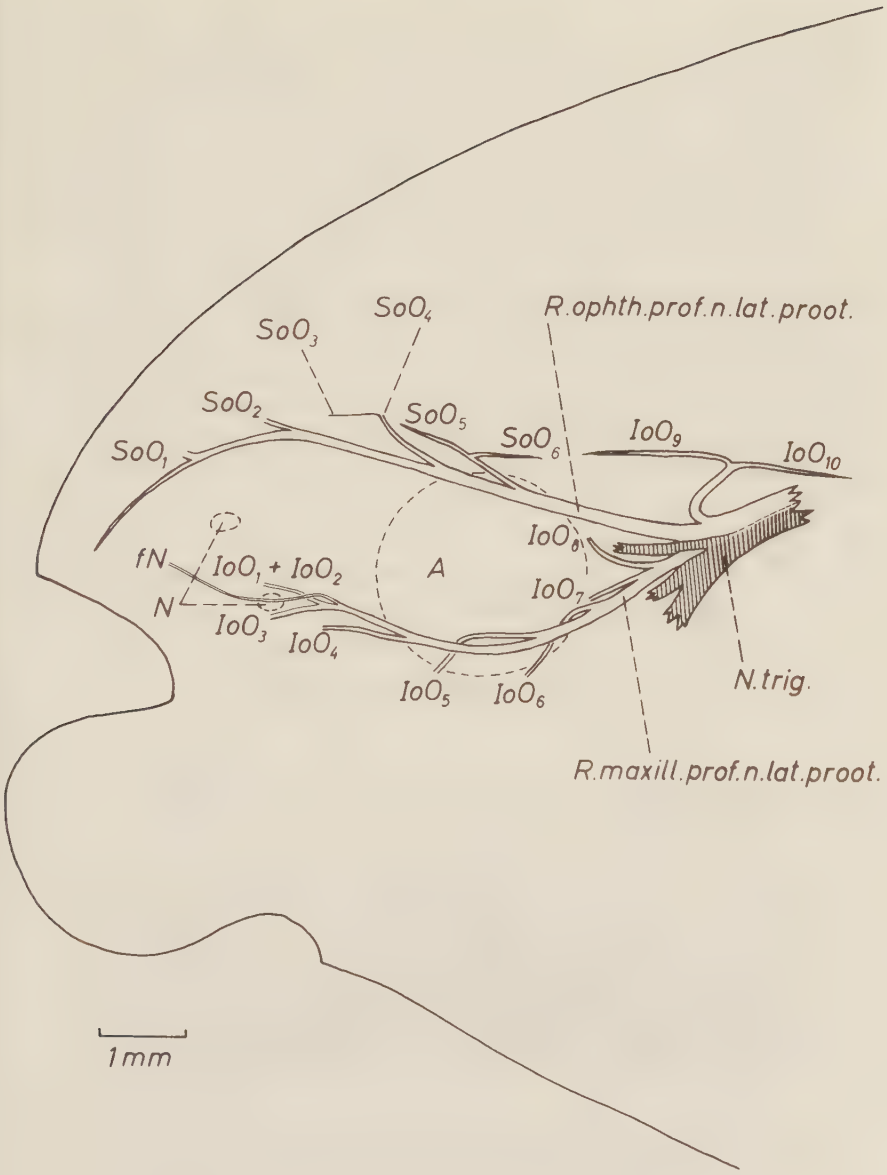


Abb. 14: Innervation der Supraorbital- und Infraorbital-Kanalorgane (weiß) bei Marcusenius paucisquamatus.

A, Auge; *fN*, freie Neuromasten; *N*, Nasenöffnungen; *IoO*, Infraorbital-Kanalorgan; *SoO*, Supraorbital-Kanalorgan.

tersii auch Fasern beteiligt sind, die freie Neuromasten in der Rückenhaut versorgen (vgl. Teil III dieser Arbeit). Der laterale Hauptast, der R.lat.n.lat.metaot. enthält Nervenfasern für die Versorgung der Rumpfseitenlinien-Kanalorgane, was in der Vergangenheit von verschiedenen Autoren beobachtet und berichtet wurde (HARDER, 1968a; ROTH & SZABO, 1969; MALER, 1973; MALER et al., 1973; BELL & RUSSELL, 1978; WULLIMANN, 1981). Seine Hauptmasse aber innerviert ebenso wie der dorsale Ast Elektrorezeptoren an Rücken und Bauch der Mormyridae (HARDER, 1968a). Der Anteil des N.lat.metaot. an der Innervation des Kanalsystems der Kopfseitenlinie ist relativ gering und beschränkt sich auf die Versorgung der Sinnespolster des Hauptseitenlinien- und des Supratemporalkanals (Abb. 13, weiß).

Teil II: Die Verteilung der freien Neuromasten und einiger großer Knollenorgane des Kopfes. Lagebeziehung, Innervation und Wachstum bei Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus.

1. Die freien Neuromasten des Kopfseitenliniensystems der Mormyridae

Die freien Neuromasten der Mormyridae, die bisher in der Literatur kaum Erwähnung gefunden haben oder dem Auge des jeweiligen Betrachters entgangen sind, lassen sich zweifelsfrei als solche erkennen und deutlich von den Elektrorezeptoren einerseits und den Geschmacksknospen andererseits unterscheiden. Während letztere sich nur in der Mundhöhle und in einem sehr eng begrenzten Bereich um die Mundöffnung herum finden, sind die Elektrorezeptoren sehr zahlreich über die gesamte Kopf- und einen Großteil der übrigen Körperoberfläche verteilt (HARDER, 1968a; QUINET, 1971). Im Vergleich dazu ist die Anzahl der freien Neuromasten sehr gering. Abb. 15 zeigt einen freien Neuromasten von Stomatorhinus fu-

liginosus im Längsschnitt. Das Sinnesorgan erhebt sich kegelförmig aus dem Corium, und über seiner Spitze ist die Epidermis zu einer Grube eingedellt, so daß äußerlich der Eindruck einer Pore entsteht (in Abb. 15 nicht zu sehen, da die Epidermis fehlt). Eine Cupula läßt sich wegen der fixationsbedingten starken Schrumpfung nicht zeigen, aber die für Neuromasten typischen birnenförmigen Sinneszellen sind erkennbar.

Insgesamt entsprechen die hier gefundenen Sinnesorgane denen von Gymnarchus niloticus, dem nächsten Verwandten der Mormyridae (PEHRSON, 1945; SZABO, 1963). Auch bei anderen schwach elektrischen Fischen, den Gymnotiden, konnten freie Neuromasten (SZABO, 1965) nachgewiesen werden.

Die Bezeichnung "freie Neuromasten" wurde hier gewählt, obwohl die Sinneshügel nicht ganz bis ins Außenmedium ragen. Gleichwohl können sie als "sunken type" (SATO, 1955a) des freien Neuromasten im klassischen Sinne (DIJKGRAAF, 1952 u. 1963) aufgefaßt werden (vgl. auch JAKUBOWSKI, 1965).

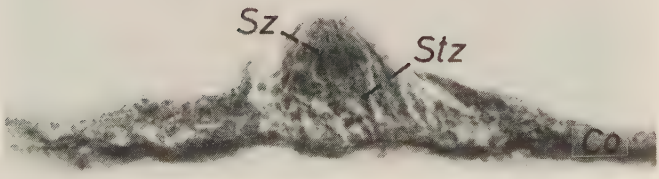


Abb. 15: Freier Neuromast eines Stomatorhinus fuliginosus (32 mm SL) im Längsschnitt (die Epidermis fehlt)(Abbildungsmaßstab ca. 320:1).

Co, Corium; *Stz*, Stützzellen; *Sz*, Sinneszellen.

Beim Ablösen der Epidermis vom Kopf bleiben die freien Neuromasten zum größten Teil im Corium zurück. Dadurch entstehen in der Epidermis Neuromasten - "Negative", die durch den relativ großen Porus der Sinnesorgane nach außen ein typisches Aussehen haben (Abb. 16). In einem Epidermis-Flächenpräparat (vgl. Kap. B) läßt sich deshalb die Topografie der freien Neuromasten besonders gut betrachten. Die Abb. 17 u. 18 zeigen u.a. die Verteilung dieser Seitenlinienorgane am Kopf von Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus. Obwohl bei beiden Arten das gleiche Verteilungsmuster zugrunde liegt, läßt sich ein deutlicher Unterschied in der Anzahl der Neuromasten erkennen.
Die Zuordnung der freien Neuromasten zu sog. Neuromasten-Linien oder -Gruppen erfolgte hauptsächlich in Anlehnung an die von PEHRSON (1945) bei Gymnarchus niloticus vorgenommene Einteilung.

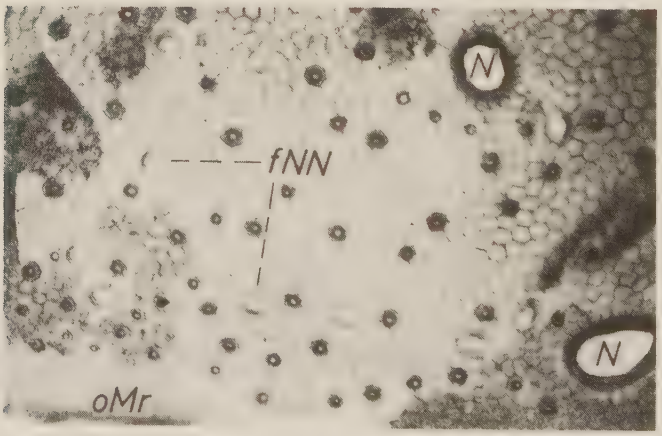


Abb. 16: Ausschnitt aus dem Epidermis-Flächenpräparat eines Stomatorhinus fuliginosus (40 mm SL), der das rechte Nasenfeld mit dem oberen Rand der Mundöffnung zeigt (von innen gesehen) (Abbildungsmaßstab ca. 25:1).

fNN, Neuromasten-"Negative"; *N*, Nasenöffnungen; *oMr*, oberer Mundöffnungsrand.

Die Topografie der freien Neuromasten am Kopf von Stomatorhinus fuliginosus

Untersucht wurden 30 Tiere mit Standardlängen von 13 - 55 mm. Die freien Neuromasten orientieren sich meist nicht an den vorhanden Kanälen der Kopfseitenlinie, sondern finden sich über den ganzen Kopf verteilt mit einer deutlichen Konzentration im Bereich der Mundöffnung. Abb. 17 zeigt, daß die Neuromasten in bilateraler Symmetrie vorliegen, entsprechend den Seitenlinienkanälen. Wie streng diese Symmetrie ist, wird später bei Marcusenius paucisquamatus noch gezeigt werden.
Dorsal am Hinterkopf konnten 3 Linien-Paare unzweifelhaft als vordere (vKl), mittlere (mKl) und hintere (hKl) Kopflinien identifiziert werden (Abb. 17), die auch bei Gymnarchus niloticus gefunden wurden (PEHRSON, 1945). Während die vorderen und mittleren Linien aus meistens 3 bzw. 4 Neuromasten bestehen, werden die hinteren Kopflinien nur von jeweils 1 freien Seitenlinienorgan gebildet (Abb. 17, Tab. 1).
Am hinteren Ende der mittleren Kopflinien, die im Bereich der Supra- und Posttemporalia liegen, läßt sich der Übergang in die Rumpfseitenlinie (einzelner Neuromast) erkennen. Caudal der hinteren Kopflinien nehmen die dorsalen Rumpflinien (dRl) ihren Anfang. In Abb. 17 sind die ersten 3 bzw. 4 Neuromasten dieser Linien zu sehen (vgl. dazu auch Teil III).

Im Schnauzenbereich findet sich oberhalb der Mundöffnung ein Paar Neuromastenlinien, die als Rostral- oder Ethmoidal-Kommissur aufgefaßt werden können. Die betreffenden Linien beginnen medial am oberen Rand der Mundöffnung und enden dorsal der Augen dicht an der Medianlinie (Abb. 17, RK; vgl. auch Abb. 16). Sie enthalten zwischen 5 und 9 freie Neuromasten, meistens sind es 7 (Tab. 1).
Am Beginn der Rostral-Kommissur nehmen beiderseits des Kopfes weitere Neuromastenlinien ihren Anfang. Sie verlaufen laterad entlang dem oberen Mundrand bis zum jeweiligen Mundwinkel. Dort, wo bei Stomatorhinus auch im Gegensatz zu allen anderen Mormyridengattungen die hintere Nasenöffnung

Abb. 17 *Stomatorhinus fuliginosus*

liegt, erfahren sie einen Knick nach dorsal und enden dorsocaudal der vorderen Nasenöffnungen. Diese nasalen Linien (nL) enthalten 6 - 11 freie Neuromasten, bei der Mehrzahl der untersuchten Tiere sind es 8 oder 9 Sinnesorgane (Tab. 1).
Ventral vom Auge und caudal der hinteren Nasenöffnung zieht auf beiden Seiten eine andere Linie rostrad zum Mundwinkel, knickt dort ventrad in den Unterkiefer ab und verläuft mediocaudad in die Kehlgegend. In Abb. 17 ist diese Linie als mandibulare Linie (mL) bezeichnet. Die Anzahl der freien Neuromasten beträgt hier 8 - 13, durchschnittlich sind es 9 Seitenlinienorgane (Tab. 1).
In der Kinnspitze liegt außerdem auf jeder Seite eine kurze, aus 3 Sinnesorganen bestehende Submandibular-Kommissur (SmK) (Abb. 17 u. Tab. 1).
Eine letzte, praeoperculare Linie (poL) verläuft in der Nähe des Praeoperculums und enthält meistens 3 freie Neuromasten (Abb. 17 u. Tab. 1).
Die einzelnen Neuromasten zeigen meistens eine deutliche Längsachse, die in einem definierten Winkel zur Körperlängsachse des Tieres steht. Auf Zusammenhänge zwischen dieser Richtungscharakteristik und der Arbeitsweise dieser Sinnesorgane weisen FLOCK (1971), SCHWARTZ (1970 u. 1971) und PETERS (1973) hin.
Insgesamt fanden sich bei den 30 untersuchten Tieren von S. fuliginosus am Kopf zwischen 68 und 87 freie Neuromasten

---

Abb. 17: Verteilung der freien Neuromasten innerhalb des elektrorezeptiven Epidermisbereichs am Kopf eines Stomatorhinus fuliginosus (33 mm SL) sowie die Lage einiger besonders großer Knollenorgane (Elektrorezeptoren); ● = Neuromast, ○ = Knollenorgan.

A, Auge; *dRl*, dorsale Rumpflinie; *hKl*, hintere Kopflinie; *hN*, hintere Nasenöffnung; *mKl*, mittlere Kopflinie; *mL*, mandibulare Linie; *nL*, nasale Linie; *poL*, praeoperculare Linie; *RK*, Rostral-Kommissur; *Rsl*, Rumpfseitenlinie; *SmK*, Submandibular-Kommissur; *vKl*, vordere Kopflinie; *vN*, vordere Nasenöffnung.

a - *h* und *1* - *7* bezeichnen Neuromasten bzw. Knollenorgane, bei denen das Wachstum untersucht wurde.

Stomatorhinus fuliginosus																	
Standard-länge (mm)	Rostral-Kommissur		nasale Linie		praeoperculare Linie		mandibulare Linie		Submandibular-Kommissur		vordere Kopflinie		mittlere Kopflinie		hintere Kopflinie		Neurom.-Gesamtzahl
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	
13	7	7	8	8	1(3)	3	10	10	3	3	3	2(3)	3(4)	0(4)	1	1	69 (78)
14	6(7)	7	8	6(8)	2(3)	2(3)	11	10	3	3	3	3	4	4	1	1	74 (79)
14	8	6	8	8	2(3)	3	9	9	3	3	3	3	4	4	1	1	75 (76)
19	7	7	9	8	3	3	10	9	3	3	3	2(3)	3(4)	4	1	1	76 (78)
25	6	6	9	8	3	3	10	10	3	3	3	2	1(4)	0(4)	1	1	69 (76)
27	7	7	8	9	3	3	10	9	3	3	3	3	4	4	1	1	78 (--)
29	7	7	9	8	3	3	9	11	3	3	3	3	5	4	1	1	80 (--)
30	8	6	7	8	3	3	10	10	3	3	3	3	1(4)	1(4)	1	1	71 (77)
31	7	7	9	3(9)	3	3	11	10	3	3	3	3	4	4	1	1	75 (81)
33	7	7	9	9	3	3	10	10	3	3	3	4	4	5	1	1	81 (--)
34	8	7	8	8	3	3	11	10	3	3	3	3	4	4	1	1	80 (--)
35	7	7	9	8	3	3	11	11	3	3	3	3	4	4	1	1	81 (--)
36	9	7	9	9	3	3	12	12	3	3	4	3	4	3(4)	1	1	86 (87)
39	6	6	8	8	3	4	12	12	3	3	3	3	4	4	1	1	81 (--)
40	7	7	8	7	3	3	11	10	3	3	3	3	4	4	1	1	78 (--)
41	7	7	8	7	3	3	10	10	3	3	3	3	2(3)	3	1	1	74 (75)
42	7	7	10	11	4	3	11	10	3	3	3	4	4	4	1	1	86 (--)
42	7	7	7	8	3	3	10	10	3	3	3	3	4	4	1	1	77 (--)
43	7	7	9	9	3	3	10	10	3	3	3	3	4	4	1	1	80 (--)
44	8	8	8	8	3	3	10	11	3	3	4	4	4	4	1	1	83 (--)

Stomatorhinus fuliginosus																	
Standard-länge (mm)	Rostral-Kommissur		nasale Linie		praeoperculare Linie		mandibulare Linie		Submandibular-Kommissur		vordere Kopflinie		mittlere Kopflinie		hintere Kopflinie		Neurom.-Gesamtzahl
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	
45	7	7	9	8	3	3	11	10	3	3	3	3	4	3	1	1	79 (--)
46	7	7	8	8	3	3	9	9	3	3	3	3	3	4	1	1	75 (--)
47	7	7	8	8	3	3	10	10	3	3	3	3	4	4	1	1	78 (--)
47	8	7	9	7	3	3	10	10	3	3	4	4	4	4	1	1	81 (--)
49	7	7	8	8	3	3	11	11	3	3	3	4	4	5	1	1	82 (--)
50	7	7	8	8	3	3	9	11	3	3	3	4	3	4	1	1	78 (--)
52	7	5	6	8	3	3	9	8	2	3	3	3	3	3	1	1	68 (--)
53	7	6	8	8	3	3	12	11	3	4	2	3	4	4	1	1	80 (--)
54	5	7	7	6	3	3	13	12	3	4	3	3	4	4	1	1	77 (--)
55	7	7	9	8	3	3	9	8	3	3	3	3	4	4	1	1	77 (--)
	7,06	6,8	8,26	7,83	2,86	3,0	10,36	10,13	2,96	3,06	3,03	3,1	3,6	3,56	1	1	77,63
	(7,1)	(-)	(-)	(8,1)	(3,03)	(3,03)	(-)	(-)	(-)	(-)	(3,06)	(3,16)	(3,9)	(3,96)	(-)	(-)	(78,9)

Tab. 1: Anzahl der Neuromasten der verschiedenen Linien im elektrorezeptiven Epidermisbereich am Kopf von Stomatorhinus fuliginosus. Untersucht wurden 30 Individuen unterschiedlicher Standardlänge. Die Zahlen in Klammern beruhen auf Schätzungen, wenn aufgrund von Verletzungen eine exakte Zählung nicht möglich war. Als Grundlage für eine Schätzung diente die unverletzte Seite oder die am häufigsten vorkommende Zahl für die betreffende Linie.

(Tab. 1). Hierbei sind Werte mit einbezogen, die auf Schätzungen beruhen. Solche Schätzungen wurden dann vorgenommen, wenn aufgrund von Verletzungen oder manchmal unvermeidlich unvollständiger Präparation der Epidermis eine exakte Zählung der freien Neuromasten nicht möglich war. Als Grundlage für eine Schätzung diente die vollständig erhaltene Seite desselben Tieres oder die am häufigsten vorkommende Anzahl für die betreffende Neuromastenlinie.
Im Mittel ergibt sich eine Anzahl von 79 ± 4 freien Neuromasten für S. fuliginosus. Der niedrigste komplett zählbare Wert beträgt 68, der höchste 86 (Tab. 1).

Die Topografie der freien Neuromasten am Kopf von Marcusenius paucisquamatus

Untersucht wurden hier 23 Exemplare mit Standardlängen zwischen 46 und 91 mm.
M. paucisquamatus hat weitaus weniger freie Neuromasten am Kopf als S. fuliginosus (Abb. 17 u. 18). Infolgedessen sind die Neuromastenlinien oft nur noch rudimentär vorhanden. Während die Rostral-Kommissur nur von 3 Sinneshügeln gebil-

---

Abb. 18: Verteilung der freien Neuromasten innerhalb des elektrorezeptiven Epidermisbereichs am Kopf eines Marcusenius paucisquamatus (54 mm SL) und die Lage einiger besonders großer Knollenorgane (Elektrorezeptoren); ● = Neuromast, ○ = Knollenorgan.

A, Auge; *hKl*, hintere Kopflinie; *hN*, hintere Nasenöffnung; *mKl*, mittlere Kopflinie; *mL*, mandibulare Linie; *nL*, nasale Linie; *poL*, praeoperculare Linie; *RK*, Rostral-Kommissur; *vKl*, vordere Kopflinie; *vN*, vordere Nasenöffnung.

a - h und *1 - 6* bezeichnen Neuromasten bzw. Knollenorgane, bei denen das Wachstum untersucht wurde.

Abb. 18 *Marcusenius paucisquamatus*

Marcusenius paucisquamatus

Standard-länge (mm)	Rostral-Kommissur		nasale Linie		praeoperculare Linie		mandibulare Linie		vordere Kopflinie		mittlere Kopflinie		hintere Kopflinie		Neurom.-Gesamtzahl
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	
46	3	3	5	5	2(3)	2(3)	4	4	2	2	3	1(3)	1	1	38 (42)
47	3	3	5	5	3	3	4	4	2	2	2(3)	2(3)	1	1	39 (41)
51 (I)	3	3	5	5	2(3)	3	4	4	2	2	3	3	1	1	41 (42)
51 (II)	2(3)	2(3)	5	4(5)	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	42 (44)
51 (III)	3	3	5	5	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	42 (--)
53	3	3	5	5	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	42 (--)
54	3	3	5	5	2(3)	2(3)	4	4	2	2	2(3)	3	1	1	39 (42)
55	3	3	5	5	3	3	4	4	1(2)	2	2(3)	3	1	1	40 (42)
56	3	3	5	5	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	42 (--)
58 (I)	3	3	3(5)	5	2(3)	3	4	4	1(2)	2	3	3	0(1)	1	37 (42)
58 (II)	3	2(3)	5	4(5)	3	2	4	4	2	2	3	3	1	1	38 (41)
59 (I)	3	3	5	5	2(3)	3	4	4	2	2	1(3)	2(3)	0(1)	1	38 (42)
59 (II)	3	3	5	4(5)	3	3	4	4	2	2	3	2(3)	1	1	40 (42)
60 (I)	2	2	4	5	2(3)	3	4	4	2	2	3	3	1	1	38 (39)
60 (II)	3	3	6	4	3	3	3	4	2	2	3	3	1	1	41 (--)
61 (I)	3	3	5	5	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	41 (--)
61 (II)	3	2	5	5	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	40 (41)
63	3	4	5	5	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	42 (--)
73	3	3	5	5	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	42 (--)
76	3	3	5	5	3	3	4	4	2	1(2)	3	2(3)	1	0(1)	39 (42)
77	3	4	4	3	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	40 (--)
85	3	3	5	5	2(3)	3	4	4	2	2	2(3)	2(3)	1	1	39 (42)
91	3	3	5	5	3	3	4	4	2	2	3	3	1	1	42 (--)
	2,9	2,91	4,86	4,74	2,7	2,87	3,95	3,91	1,91	1,96	2,73	2,69	0,91	0,96	40,13
	(-)	(3,0)	(4,95)	(4,86)	(3,0)	(2,95)	(-)	(-)	(2,0)	(2,0)	(3,0)	(3,0)	(1)	(1)	(41,69)

det wird, besteht die nasale Linie aus 5 Neuromasten (Tab. 2). Auch die Kopflinien weisen mit Ausnahme der hinteren im Vergleich weniger Neuromasten auf, die vordere 2 und die mittlere 3 (Abb. 18 u. Tab. 2). Die praeoperculare Linie hat mit 3 freien Neuromasten ebensoviele Sinnesorgane wie die von S. fuliginosus. Deutlich kleiner ist die mandibulare Linie mit 4 Organen, eine Submandibular-Kommissur fehlt.
Insgesamt haben die untersuchten 23 Exemplare von M. paucisquamatus am Kopf zwischen 39 und 44 freie Neuromasten, inclusive geschätzter Werte. Tatsächlich gezählt werden konnten 37 - 43 Sinnesorgane (Tab. 2). Schätzwerte eingerechnet ergibt sich ein Mittel von 42 ± 1 Neuromasten.
M. paucisquamatus besitzt also im Vergleich zu S. fuliginosus um ca. die Hälfte weniger freie Seitenlinienorgane am Kopf.

2. Die Lage einiger auffallend großer Knollenorgane und ihre Lagebeziehung zu den freien Neuromasten am Kopf von Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus.

Den Großteil der Hautsinnesorgane bilden bei den Mormyridae die Elektrorezeptoren. Mit der Verteilung dieser Organe haben sich SZABO (1965), HARDER (1968a) und QUINET (1971) beschäftigt. Auf HARDER (1968a) geht auch eine neue Methode zur flächenmäßigen Erfassung dieser Sinnesorgane zurück, die gegenüber der Serienschnitt-Technik von SZABO (1965) wesentliche Vorteile bietet.
Bezüglich der Verteilung der Elektrorezeptoren wurde in den genannten Arbeiten die Dichte als Parameter verwendet. Dies ist für die Beschreibung der Topografie von A- und B-Mormyromasten durchaus sinnvoll, bei den Knollenorganen scheint aber

---

Tab. 2: Anzahl der freien Neuromasten der verschiedenen Linien im elektrorezeptiven Epidermisbereich am Kopf von Marcusenius paucisquamatus. Untersucht wurden 23 Individuen unterschiedlicher Standardlänge.
Die Zahlen in Klammern beruhen auf Schätzungen (vgl. Tab. 1).

eine differenziertere Lagebeschreibung angebracht (HARDER, 1968a).

Im Gegensatz zu A- und B-Mormyromasten sind die Knollenorgane eines Tieres sehr unterschiedlich groß (HARDER, 1968a; QUINET, 1971). Die größeren Organe dieses Elektrorezeptor-Typs lassen bei genauerer Betrachtung dieselbe bilaterale Symmetrie erkennen, wie sie von den freien Neuromasten und dem Kanalsystem der Seitenlinie her bekannt ist (Abb. 17 u. 18 und Teil II, 3.). Einige dieser großen Knollenorgane liegen im Bereich des Kopfes immer auf oder in unmittelbarer Nähe von den Neuromastenlinien. Die Abb. 17 u. 18 zeigen dies am Beispiel von S. fuliginosus und M. paucisquamatus (K_1 - K_7 bzw. K_6). Vier davon sind in Form eines ungleichmäßigen Vierecks um das Auge herum angeordnet (K_1 - K_4). K_1 liegt bei S. fuliginosus dorsorostral des Auges ungefähr auf halber Strecke zwischen den jeweils am meisten caudalen Neuromasten der Rostral-Kommissur und der nasalen Linie, mit denen es einen stumpfen Winkel mit rostrad gerichteten Schenkeln bildet (Abb. 17 u. 19a). Bei M. paucisquamatus ist die Lage mehr dorsal und der Winkel ist spitz (Abb. 18 u. 19b).

K_2 befindet sich bei beiden Arten bzw. Gattungen dorsocaudal des Auges. Bei S. fuliginosus liegen die ersten beiden Neuromasten der vorderen Kopflinie rostral bzw. dorsal in einem rechten Winkel dazu (Abb. 17 u. 19a), während sie bei M. paucisquamatus mit K_2 einen spitzen Winkel formen, der sich dorsocaudad öffnet (Abb. 18 u. 19b).

Die Knollenorgane 3 und 4 liegen in beiden Fällen ventral bzw. ventrocaudal des Auges. Während K_3 bei S. fuliginosus mit den ersten beiden Neuromasten der mandibularen Linie einen mehr oder weniger stumpfen Winkel mit ventrader Öffnung bildet, ist bei M. paucisquamatus nur noch der 1. Neuromast dieser Linie Bezugspunkt zu K_3. K_4 zeigt einen noch deutlicheren Lageunterschied zwischen beiden Arten. Im Falle von S. fuliginosus zeigt die Öffnung des mit den Neuromasten 1 und 2 der praeopercularen Linie gebildeten Winkels nach rostrodorsal, bei M. paucisquamatus nach ventrocaudal (Abb. 17 u. 18).

Ein weiteres großes Knollenorgan, K_5, befindet sich am caudalen Ende der mandibularen Neuromastenlinie in der Kehlgegend (Abb. 17, 18 u. 19).
Die Knollenorgane 6 u. 7 bzw. 6 liegen auf der mittleren Neuromasten-Kopflinie bei beiden untersuchten Arten (Abb. 17 u. 18).

Die Lagetreue der vier das Auge umgebenden großen Knollenorgane.

Bei 30 Exemplaren von S. fuliginosus und 22 von M. paucisquamatus (Tab. 1 u. 2) wurde die Lage der 4 Knollenorgane dorsal und ventral des Auges untersucht. Dabei wurde geprüft, ob gedachte Verbindungslinien zwischen den Elektrorezeptoren das Auge schneiden oder nicht.

Abb. 19: Die Lage von K_1, K_2, K_3 und K_4 relativ zum Auge bei
a) Stomatorhinus fuliginosus,
b) Marcusenius paucisquamatus.
A, Auge; *N*, Nasenöffnungen.

4 Hauptkriterien waren für die Untersuchung maßgebend:

Die Linie zwischen zwei Knollenorganen
1) schneidet das Auge nicht,
2) tangiert das Auge oder schneidet es schwach,
3) schneidet das Auge deutlich,
4) schneidet das Auge nahe oder in seinem Mittelpunkt.

Außerdem wurde festgestellt, wo der Schnittpunkt der Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ liegt.

Für S. fuliginosus brachte die Untersuchung bei allen 30 Individuen das gleiche Ergebnis:

$K_1 \cdots K_3$ tangiert das Auge,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge nahe dem Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge schwach und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Abb. 19a).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich innerhalb des Auges dicht am ventrocaudalen Augenrand (Abb. 19a).

Das Resultat der Untersuchung bei 22 Tieren von M. paucisquamatus sieht folgendermaßen aus:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge schwach,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge im Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge nahe dem Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Abb. 19b).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich nahe dem Mittelpunkt des Auges (Abb. 19b).

Hier zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden untersuchten Arten. Innerhalb jeder Art gibt es aber offensichtlich eine streng definierte Lage für die 4 Knollenorgane.

3. Untersuchungen zur Lage-Symmetrie der freien Neuromasten und der großen Knollenorgane am Kopf von Marcusenius paucisquamatus.

Wie die Abb. 17 u. 18 zeigen, liegen sowohl die freien Neuromasten als auch die großen Knollenorgane am Kopf der Mormyr-

idae in bilateraler Symmetrie vor.
Um herauszufinden, wie streng diese Symmetrie ist, wurden mehrere Distanzen zwischen den Hautsinnesorganen der einen wie der anderen Kopfseite gemessen und miteinander verglichen. Die Meßwerte sind im Anhang (Tab. 15) aufgeführt.
Die gemessenen Distanzen lassen sich in drei Gruppen einteilen:

a) zwischen zwei Neuromasten,
b) zwischen zwei Knollenorganen und
c) zwischen je einem Neuromasten und einem Knollenorgan.

In Gruppe a) wurden zwischen 19 Neuromasten 40 Distanz-Wertepaare gebildet. Die mittlere Abweichung der sich entsprechenden Werte voneinander beträgt 7,62 ± 1,12 %.
Bei Gruppe b) ergaben sich aus Distanzmessungen zwischen 9 großen Knollenorganen 36 Wertepaare mit einer mittleren Abweichung von 5.93 ± 1,33 %.
Gruppe c) umfaßte 52 Wertepaare für die Entfernungen zwischen insgesamt 26 Sinnesorganen, 17 Neuromasten und 9 Knollenorganen. In dieser Gruppe beträgt die mittlere Abweichung der analogen Distanzen voneinander 9,07 ± 1,64 %.
Die 3 Mittelwerte dürften sich nur rein zufällig unterscheiden, denn ihre Differenzen liegen innerhalb des Dreifachen des zugehörigen Fehlers (Tab. 3). Um diese Aussage abzusichern, wurden die Differenzen mit dem zweiseitigen t-Test auf dem 0,1 %-Niveau geprüft. Das Ergebnis zeigt, daß die Mittelwerte keine signifikanten Unterschiede aufweisen (Tab. 3).

Vergleich	$\Delta\bar{x}$	$m_{\Delta\bar{x}}$	$\Delta\bar{x} < 3(m_{\Delta\bar{x}})$	$\hat{t}$
a) mit b)	1,69	1,57	1,69 < 4,71	$0{,}99 < t_{74;0{,}001} = 3{,}43$
a) mit c)	1,45	1,99	1,45 < 5,97	$0{,}68 < t_{88;0{,}001} = 3{,}40$
b) mit c)	3,07	2,11	3,07 < 6,33	$1{,}40 < t_{86;0{,}001} = 3{,}41$

Tab. 3: Vergleich der Mittelwerte der 3 Distanz-Wertepaar-Gruppen a), b) und c).

4. Die Innervation der freien Neuromasten und der großen Knollenorgane.

Alle freien Neuromasten weisen die gleiche Art der Innervation auf. Sie werden von zwei dicken myelinisierten Nervenfasern versorgt und parallel dazu, nicht immer leicht zu sehen, von ebenso vielen dünnen Fasern (vgl. SZABO, 1963 u. 1965). Anhand dieser Innervierung lassen sich die freien Neuromasten auch leicht von den Elektrorezeptoren unterscheiden.
Bei einer Reihe von Neuromasten von Marcusenius paucisquamatus konnte der Anschluß der oben erwähnten Fasern an die Innervation der Kanalorgane (Teil I) beobachtet werden (Abb. 20). Die Nervenfasern der einzelnen Neuromasten sammeln sich zu einem Bündel, das den letzten Zweig eines Nervenastes bildet, der Kanalorgane versorgt.
Die großen Knollenorgane werden wie alle Elektrorezeptoren von gesonderten Ästen der Nn. laterales innerviert (Abb. 20 u. Teil I, Abb. 13).

Abb. 20: Die Innervation der freien Neuromasten der mittleren Kopflinie, der Hauptseitenlinien- und Supratemporal-Kanalorgane und von K_6 bei Marcusenius paucisquamatus (von medial gesehen).

bShk, blinde Seitenhautkanäle; *Hslk*, Hauptseitenlinienkanal; *HslO*, Hauptseitenlinien-Kanalorgan; *Iok*, Infraorbitalkanal; *K*, Knollenorgan; *mKl*, mittlere Kopflinie; *Pok*, Praeopercularkanal; *Rslk*, Rumpfseitenlinienkanal; *RslO*, Rumpfseitenlinien-Kanalorgan; *Stk*, Supratemporalkanal; *StO*, Supratemporal-Kanalorgan.

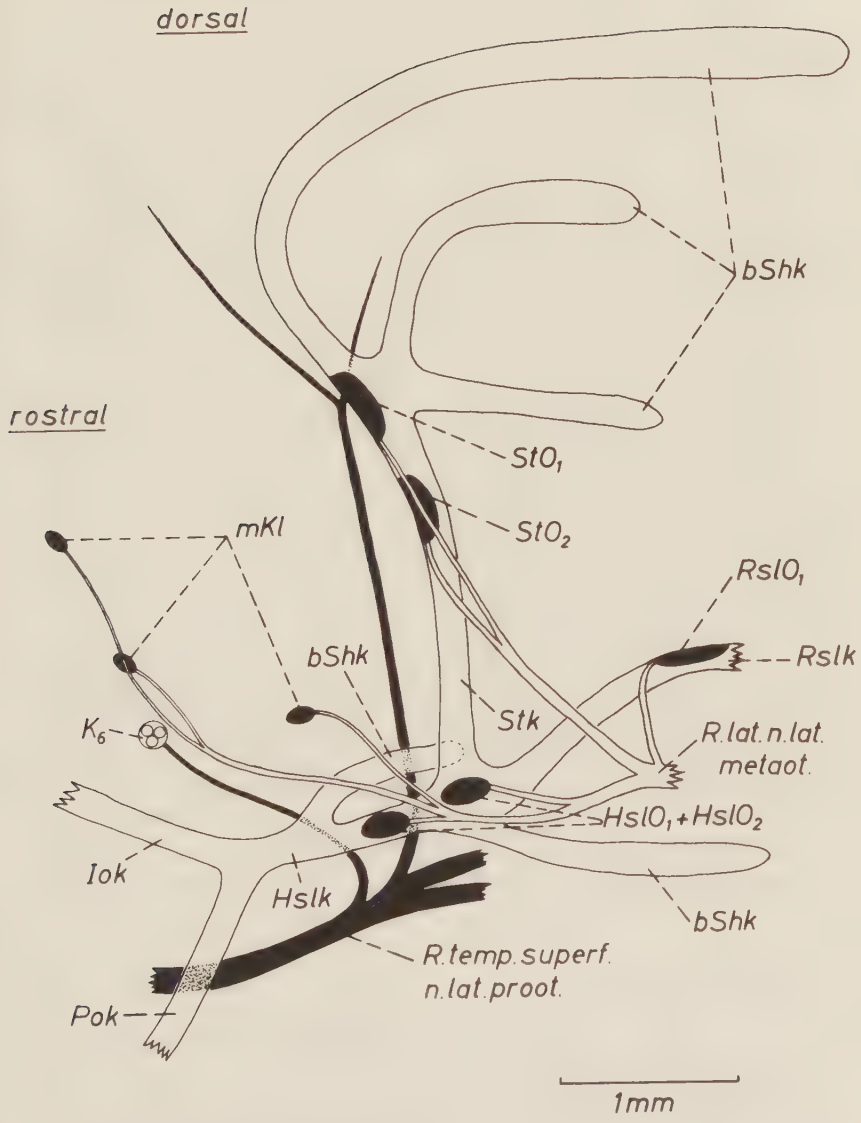

dorsal
rostral
bShk
StO1
StO2
mKl
RslO1
Rslk
bShk
K6
Stk
R.lat.n.lat.
metaot.
HslO1+HslO2
Iok
Hslk
bShk
R.temp.superf.
n.lat.proot.
Pok
1mm

Abb. 20

5. Das Wachstum der freien Neuromasten und großen Knollenorgane relativ zur Standardlänge bei Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus.

Freie Neuromasten

Beide Gattungen bzw. Arten zeigten in der Anzahl der freien Neuromasten am Kopf ungeachtet der Körperlänge eine hohe Konstanz. Dabei war zumindest im Falle von S. fuliginosus der Größenbereich für halbausgewachsene und adulte Tiere mit Standardlängen von 13 - 55 mm im wesentlichen erfaßt (diese Art wird nur bis ca. 60 mm groß, HARDER, pers. Mitteilung). Auch bei M. paucisquamatus dürfte mit 46 mm Körperlänge die Ausdifferenzierung des Kanalsystems der Kopfseitenlinie abgeschlossen sein, so daß ein Absinken weiterer freier Neuromasten in die Tiefe (DIJKGRAAF, 1952) bei noch größeren Tieren als 91 mm Standardlänge nicht mehr erwartet werden kann . Daher interessierte es, ob die freien Neuromasten während des Älter- und Größerwerdens der Fische ebenfalls eine Größenveränderung erfahren.
Für diese Untersuchung wurden 8 Paar freie Neuromasten aus verschiedenen Kopfabschnitten ausgesucht, um auch unterschiedlich große Sinnesorgane zu erfassen. Die größten und kleinsten gemessenen Werte der Tab. 4 und 5 lassen deshalb auch ein Größengefälle von caudal nach rostral erkennen.
Die ausgewählten Neuromasten wurden mit den Buchstaben a - h in ungefähr caudader Richtung gekennzeichnet (Abb. 17 u. 18). Ihre Durchmesser wurden aus Epidermis-Flächenpräparaten (Kap. B) ermittelt und die Korrelation und Regression auf der Basis der Standardlänge berechnet. Für jeden Längenwert lagen zwei Neuromasten-Durchmesser vor (Anhang, Tab. 16 u. 17).

Stomatorhinus fuliginosus

Untersucht wurden die gleichen 30 Individuen wie in den vorhergehenden Kapiteln.
Es ergab sich eine klare positive Korrelation zwischen steigender Standardlänge und Neuromastendurchmesser. Die Korre-

lationskoeffizienten betragen zwischen 0,94 für Neuromast c und 0,98 für Neuromast f. Die Koeffizienten sind jeweils signifikant von 0 verschieden auf dem 0,1%-Niveau (einseitiger t-Test, Tab. 4). Die Homogenität der 8 Koeffizienten ließ sich mit dem χ^2-Test ebenfalls auf dem 0,1%-Niveau absichern (Tab. 4). Der mittlere Korrelationskoeffizient beträgt danach 0,96 mit Vertrauensgrenzen im 99,9%-Bereich von $0,95 \leq \rho \leq 0,97$.

Die Regressionskoeffizienten der Neuromastenpaare a - h reichen von 0,28 bis 0,415; sie sind sämtlich gegen 0 signifikant auf dem 0,1%-Niveau (F-Test, Tab. 4). Ihre Homogenität konnte auf dem gleichen Niveau nicht abgesichert werden (Tab. 4). Die Konstante a (Abschnitt auf der y-Achse für $x = 0$) hat Werte zwischen 6,55 E und 8,54 E (E = 6,1 µm, Tab. 4). In den Abb. 21a - 28a sind die Regressionslinien für die verschiedenen Neuromastenpaare dargestellt.

Beim Vergleich der kleinsten und größten Durchmesser der einzelnen Neuromasten ist eine deutliche Größenzunahme erkennbar. So beträgt beispielsweise der kleinste Durchmesser von Neuromast a 61 µm, der größte 146 µm. Die Werte für die anderen Neuromasten sind Tab. 4 zu entnehmen. Im Mittel wachsen die Neuromasten innerhalb des untersuchten Längenbereiches um 154 %.

Offensichtlich besteht also ein enger Zusammenhang bzw. eine deutliche Abhängigkeit der Größenzunahme der freien Neu-

---

zu den Tab. 4 u. 5 : Statistische Daten zum Wachstum der freien Neuromasten am Kopf von Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus.

* E (= 6,1 µm) ist die Meßokular-Einheit.

zu den Abb. 21 - 28: Regressionslinien zum Wachstum der freien Neuromasten am Kopf von

a) Stomatorhinus fuliginosus,

b) Marcusenius paucisquamatus.

Die Abb. zeigen die Abhängigkeit der Neuromastendurchmesser (E = 6,1 µm) von der Standardlänge (mm). Die Kreuze (+) um die Regressionslinien sind die $\bar{y}_x$.

Stomatorhinus fuliginosus

Neuromast	a	b	c	d	e	f	g	h
kleinste Durchmesser (µm)	61,0	73,2	73,2	61,0	76,25	67,1	67,1	70,15
größte Durchmesser (µm)	146,4	173,85	161,65	173,85	173,85	183,0	186,05	189,1
Zunahme in %	140,0	137,5	120,8	185,0	128,0	172,9	177,3	169,6
n	59	59	55	60	59	60	60	59
$\bar{x}$ (mm)	37,42	37,49	38,12	37,63	37,49	37,63	37,63	38,05
$\bar{y}$ (E)*	17,89	20,44	20,46	21,05	21,42	21,20	22,17	23,08
Korrelation mit einseitigem t-Test für Signifikanz von r gegen 0 ($\hat{t} > t_{(n-2;\alpha)}$)								
r	0,951	0,966	0,944	0,951	0,959	0,982	0,969	0,953
$\hat{t}$	25,0	40,41	24,36	23,31	25,75	39,66	30,07	23,60
$t_{(n-2;0,001)}$	3,240	3,240	3,251	3,237	3,240	3,237	3,237	3,240
Homogenitäts-Test für $r_a - r_h$ ($\hat{\chi}^2 < \chi^2_{(k-1;\alpha)}$): $\hat{\chi}^2 = 11,23 < 24,32 = \chi^2_{(7;0,001)}$								
Regression mit F-Test für Signifikanz von b gegen 0 ($\hat{F} > F_{(n_1,n_2;\alpha)}$)								
b	0,279	0,330	0,313	0,373	0,358	0,357	0,415	0,387
a (E)	7,42	8,08	8,54	7,0	8,01	7,77	6,55	8,34
$\hat{F}$	623,59	802,98	434,21	552,12	650,19	1584,73	904,87	564,49
$F_{(1,n-2;0,001)}$	12,10	12,10	12,14	12,01	12,10	12,01	12,01	12,10
$\hat{y}_{x=13}$ (E)	11,05	12,36	12,61	11,85	12,66	12,41	11,95	13,37
$\hat{y}_{x=55}$ (E)	22,77	26,23	25,76	27,52	27,70	27,41	29,38	29,63
Homogenitäts-Test für $b_a - b_h$ ($\hat{F} < F_{(k-1,n-2k;\alpha)}$): $\hat{F} = 9,55 > 3,55 = F_{(7,455;0,001)}$								

Marcusenius paucisquamatus

Neuromast	a	b	c	d	e	f	g	h
kleinste Durchmesser (µm)	100,65	103,70	118,95	131,15	143,35	125,05	128,10	137,25
größte Durchmesser (µm)	164,70	164,70	195,20	210,45	240,95	213,50	222,65	216,55
Zunahme in %	63,6	58,8	64,1	60,5	68,1	70,7	73,8	57,8
n	44	38	44	41	44	44	43	41
$\bar{x}$ (mm)	61,41	61,71	61,41	60,39	61,41	61,41	61,49	61,20
$\bar{y}$ (E)*	19,84	21,39	24,56	26,40	27,77	25,09	26,26	26,95
Korrelation mit einseitigem t-Test für Signifikanz von r gegen 0 ($\hat{t} > t_{(n-2;\alpha)}$)								
r	0,769	0,753	0,793	0,833	0,868	0,828	0,780	0,727
$\hat{t}$	7,80	6,92	8,30	9,48	11,25	9,58	7,96	6,62
$t_{(n-2;0,001)}$	3,296	3,333	3,296	3,313	3,296	3,296	3,301	3,313
Homogenitäts-Test für $r_a - r_h$ ($\hat{\chi}^2 < \chi^2_{(k-1;\alpha)}$): $\hat{\chi}^2 = 4,76 < 24,32 = \chi^2_{(7;0,001)}$								
Regression mit F-Test für Signifikanz von b gegen 0 ($\hat{F} > F_{(n_1,n_2;\alpha)}$)								
b	0,141	0,128	0,191	0,199	0,243	0,226	0,222	0,194
a (E)	11,18	13,51	12,76	14,38	12,85	11,21	12,60	15,07
$\hat{F}$	60,61	47,14	71,27	88,50	128,57	91,70	63,55	43,69
$F_{(1,n-2;0,001)}$	12,52	12,71	12,52	12,66	12,52	12,52	12,56	12,66
$\hat{y}_{x=46}$	17,66	19,40	21,54	23,53	24,0	21,0	22,81	23,99
$\hat{y}_{x=91}$	24,0	25,16	30,14	32,48	34,96	31,77	32,80	32,72
Homogenitäts-Test für $b_a - b_h$ ($\hat{F} < F_{(k-1,n-2k;\alpha)}$): $\hat{F} = 2,91 < 3,58 = F_{(7,323;0,001)}$								

Abb. 21a

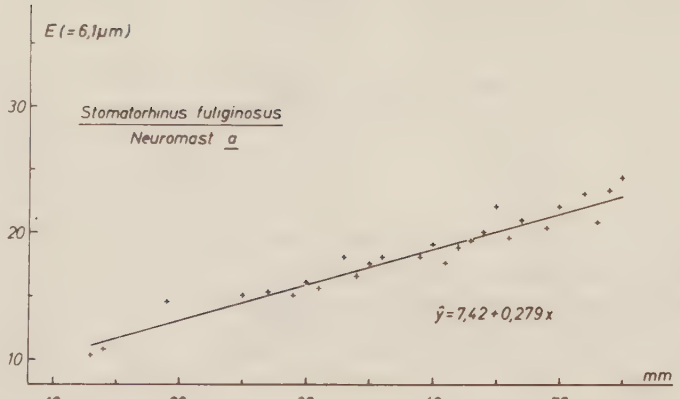


Abb. 21b

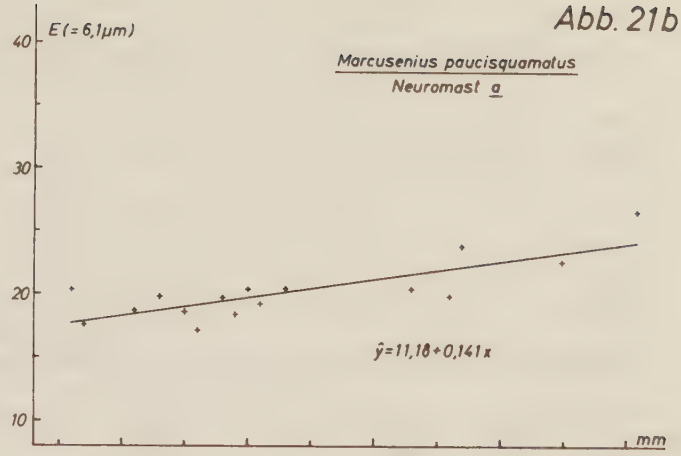


Abb. 22a

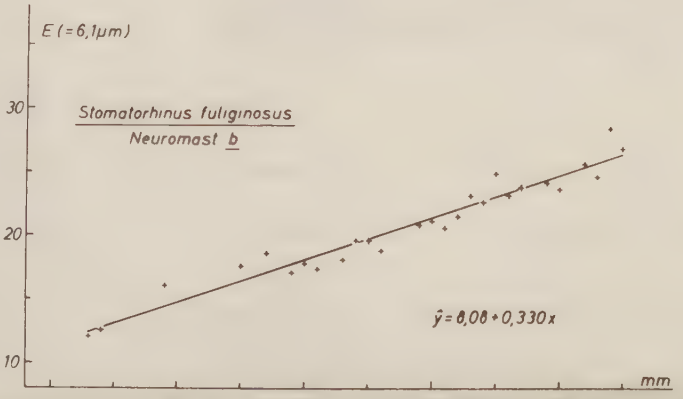


Abb. 22b

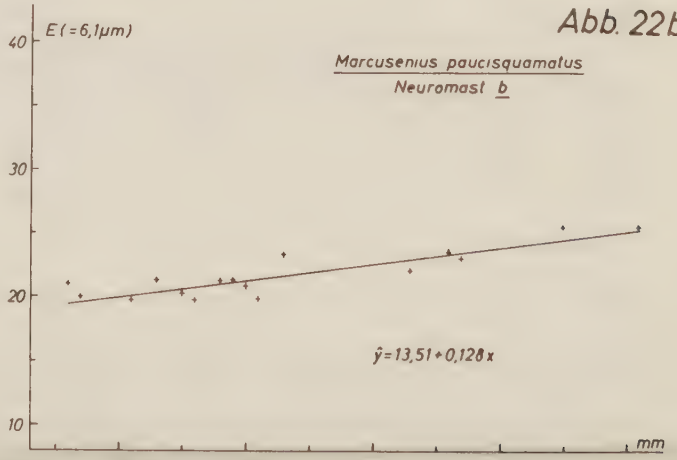


Abb. 23a

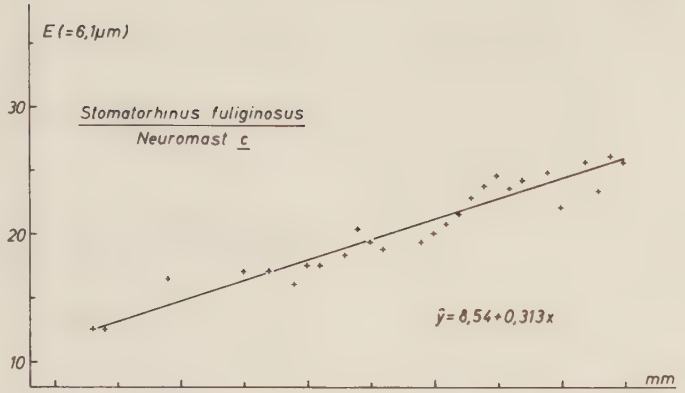


Abb. 23b

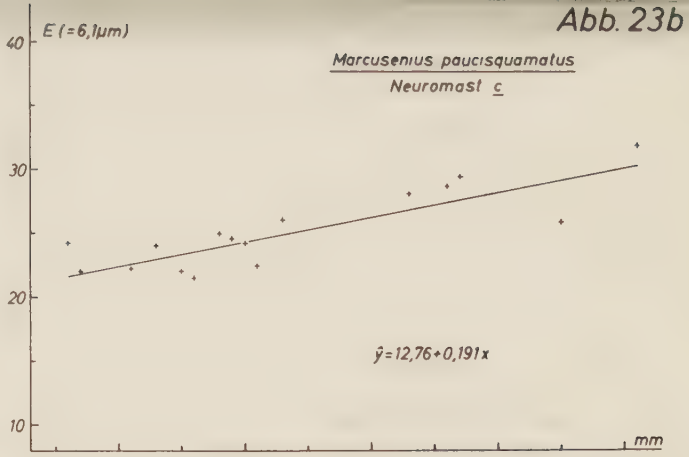


Abb. 24a

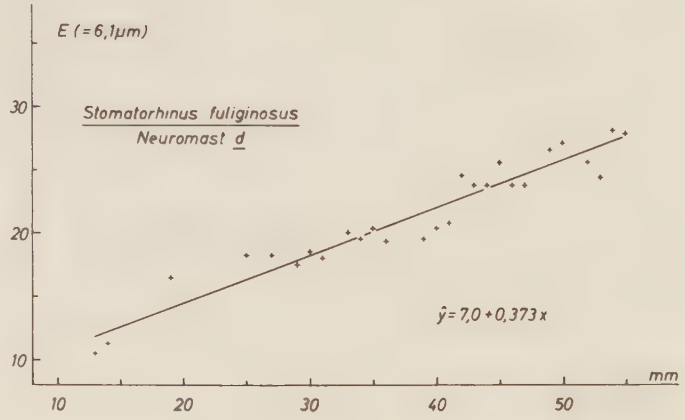


Abb. 24b

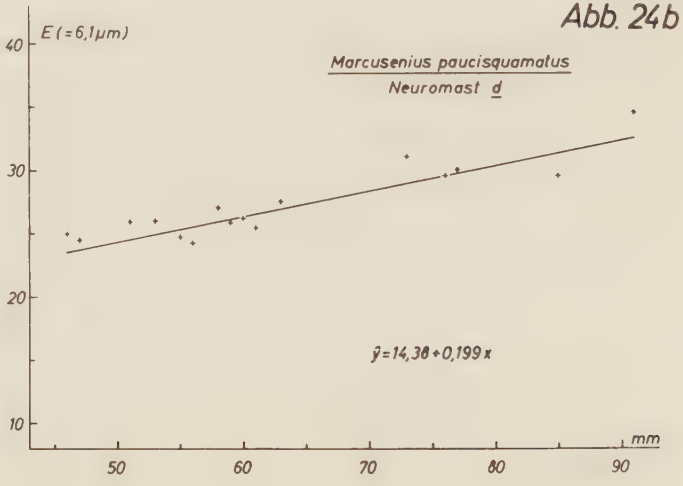


Abb. 25a

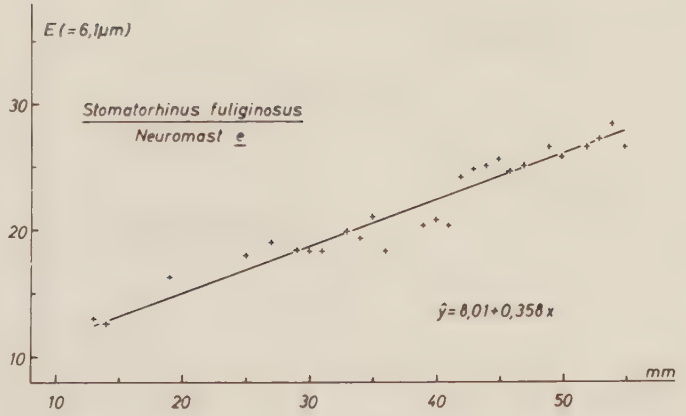


Abb. 25b

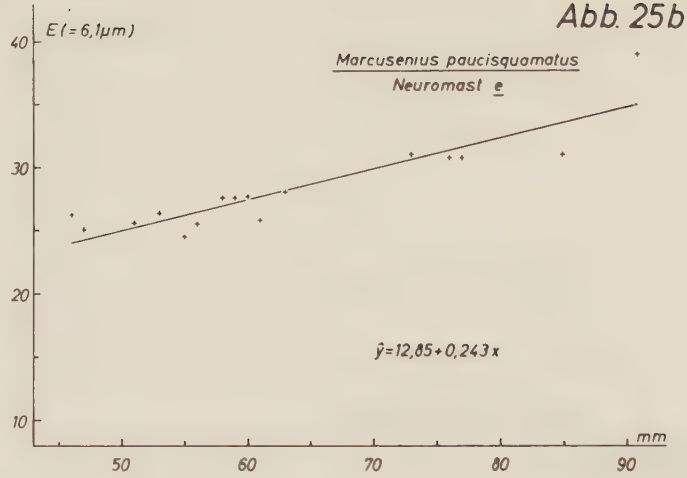


Abb. 26a

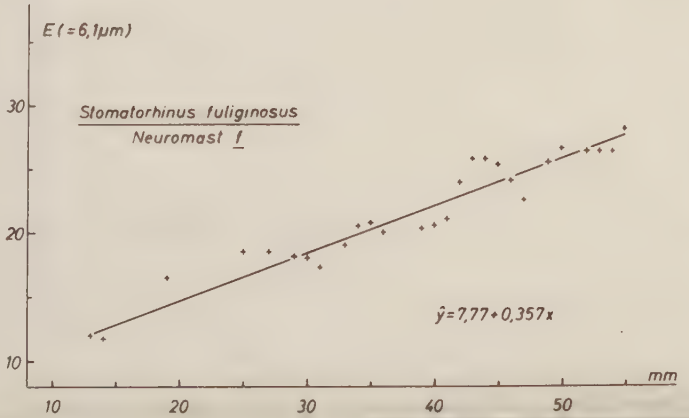


Abb. 26b

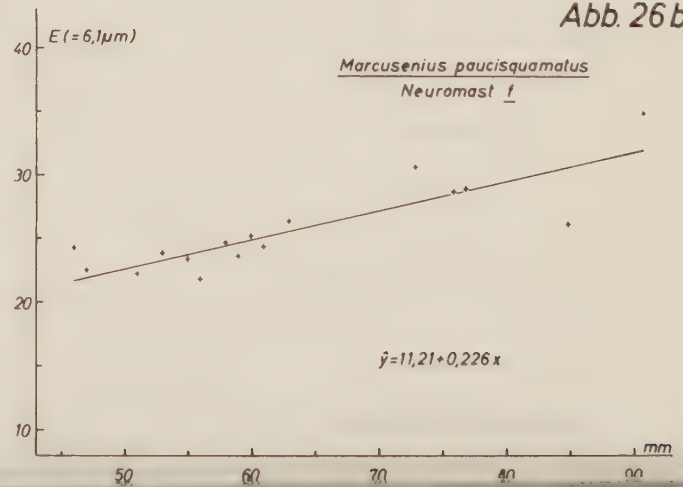


Abb. 27a

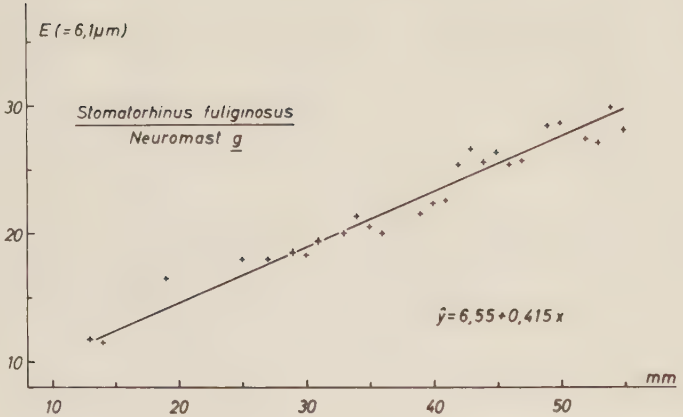


Abb. 27b

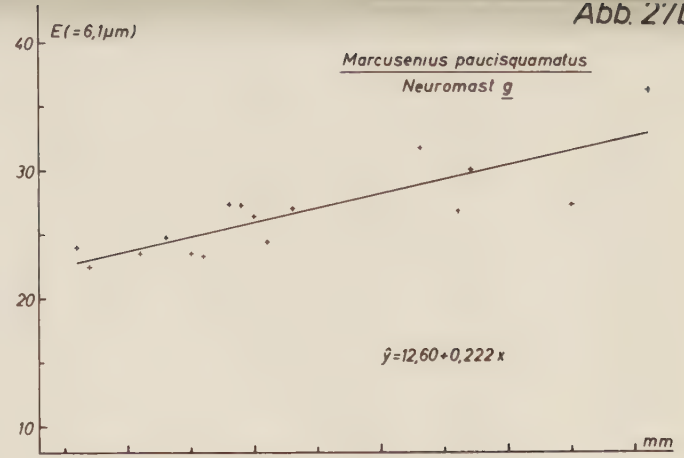


Abb. 28a

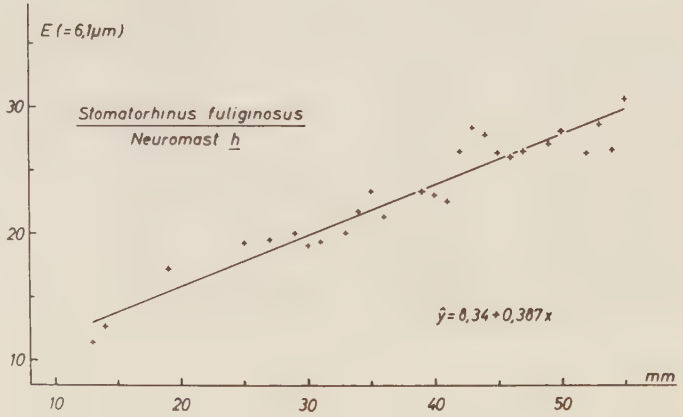
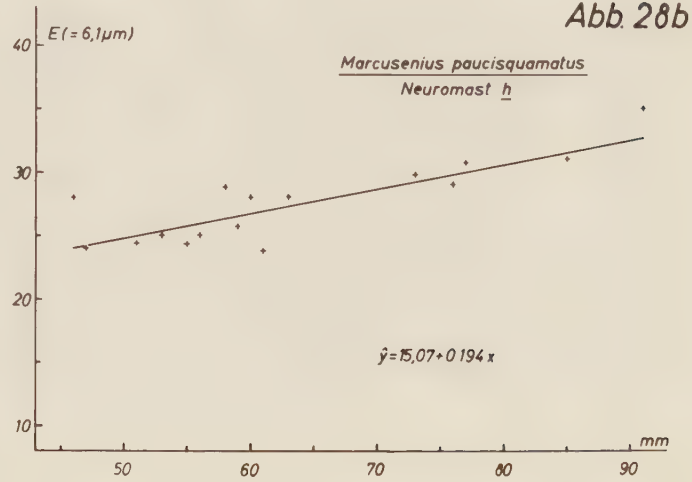


Abb. 28b



romasten von der Körperlänge der Tiere.
In Tab. 4 sind alle statistischen Daten für S. fuliginosus zusammengefaßt.

Marcusenius paucisquamatus

Von M. paucisquamatus wurden für diese Untersuchung 22 der 23 Individuen aus Tab. 2 verwendet (ohne 54 mm SL).
Auch hier fand sich eine deutliche positive Korrelation zwischen den beiden untersuchten Größen; die Werte der Korrelationskoeffizienten reichen von 0,73 für Neuromast h bis 0,87 für Neuromast e mit Signifikanz gegen 0 auf dem 0,1%-Niveau (einseitiger t-Test, Tab. 5). Die Homogenität der Werte konnte mit dem χ^2-Test auf dem 0,1%-Niveau abgesichert werden (Tab. 5). Es wurde ein mittlerer Korrelationskoeffizient $\bar{r} = 0,8$ berechnet, dessen Vertrauensgrenzen im 99,9%-Bereich $0,72 \leq \rho \leq 0,85$ betragen.
Die Regressionskoeffizienten zeigen alle niedrigere Werte, verglichen mit S. fuliginosus (vgl. Tab. 4 u. 5); sie reichen von 0,128 bei Neuromast b bis 0,243 bei Neuromast e. Hier konnte die Homogenität der 8 Koeffizienten auf dem 0,1%-Niveau abgesichert werden (Tab. 5), außerdem sind alle Regressionskoeffizienten auf dem gleichen Niveau gegen 0 signifikant. In den Abb. 21b - 28b sind die Regressionslinien von M. paucisquamatus dargestellt.
Im Gegensatz zu den Regressionskoeffizienten zeigen die Konstanten a durchweg größere Werte, verglichen mit S. fuliginosus, sie liegen zwischen 11,18 E und 15,07 E (Tab. 4 u. 5). Obwohl sich beim Vergleich der kleinsten und größten Durchmesser der Neuromasten auch bei M. paucisquamatus ein deutlicher Unterschied erkennen läßt, ist die Zunahme nicht so groß wie bei S. fuliginosus. Bei Neuromast a beispielsweise betragen diese Durchmesserwerte 101 bzw. 165 µm, was einer Vergrößerung des Durchmessers um ca. 64 % entspricht. Die mittlere Zunahme der 8 Neuromastenpaare beträgt 64,7 %.
Auch bei M. paucisquamatus zeigt sich also eine Abhängigkeit der Neuromastendurchmesser von der Standardlänge, allerdings ist sie etwas schwächer ausgeprägt als bei S. fuliginosus.

Alle statistischen Daten für M. paucisquamatus sind in Tab. 5 zusammengefaßt.

Große Knollenorgane

Die großen Knollenorgane weisen eine ähnliche Verteilung und die gleiche strenge Lagesymmetrie am Kopf der Mormyridae auf wie die freien Neuromasten. Es wurden deshalb auch diese Elektrorezeptoren bezüglich ihres Wachstums untersucht. QUINET (1971) liefert hierzu bereits einige Daten. Er konnte aber nur 5 Tiere (Stomatorhinus puncticulatus mit 32, 49, 59, 60 u. 61 mm SL) untersuchen und gab die Organdurchmesser allgemein als Bandbreite an.
Grundlage der Untersuchung war die gleiche Methode wie bei den freien Neuromasten (Anhang, Tab. 18 u. 19).

Stomatorhinus fuliginosus

Die Meßdaten für K_1 - K_7 (Abb. 17) stammen von 28 der 30 bezüglich der freien Neuromasten untersuchten Fische (ausgenommen 34 bzw. 35 mm SL, vgl. Tab. 1 u. 6).
Zwischen dem Längenwachstum der Fische und dem Wachstum der Elektrorezeptoren ergab sich wiederum eine klare positive Korrelation. Die Werte der Korrelationskoeffizienten liegen zwischen 0,75 für K_6 und 0,94 für K_2 (Tab. 6). Alle Koeffizienten sind signifikant von 0 verschieden auf dem 0,1%-Ni-

---

zu den Tab. 6 u. 7 : Statistische Daten zum Wachstum der großen Knollenorgane K_1 - K_7 bzw. K_1 - K_6 am Kopf von S. fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus.

* E (= 6,1 µm) ist die Meßokular-Einheit.

zu den Abb. 29 - 34: Regressionslinien zum Wachstum der großen Knollenorgane K_1 - K_6 am Kopf von

a) Stomatorhinus fuliginosus,

b) Marcusenius paucisquamatus.

Die Abb. zeigen die Abhängigkeit der Knollenorgandurchmesser (E = 6,1 µm) von der Standardlänge (mm). Die Kreuze (+) um die Regressionslinien sind die $\bar{y}_x$.

Stomatorhinus fuliginosus

Knollenorgan	1	2	3	4	5	6	7
kleinste Durchmesser (µm)	134,2	128,1	125,1	115,9	106,75	106,75	85,4
größte Durchmesser (µm)	335,5	305,0	311,1	305,0	289,75	289,75	234,85
Zunahme in %	150,0	138,1	148,8	163,2	171,4	171,4	175,0
n	55	55	55	55	54	50	44
$\bar{x}$ (mm)	37,6	37,89	38,31	38,24	38,04	39,16	38,5
$\bar{y}$ (E)*	38,2	36,0	35,33	34,58	32,78	32,07	28,43
Korrelation mit einseitigem t-Test für Signifikanz von r gegen 0 ($\hat{t} > t_{(n-2;\alpha)}$)							
r	0,934	0,945	0,876	0,903	0,873	0,753	0,842
$\hat{t}$	19,06	20,79	13,37	15,28	12,84	7,96	10,0
$t_{(n-2;0,001)}$	3,251	3,251	3,251	3,251	3,254	3,268	3,296
Homogenitäts-Test für $r_1 - r_7$ ($\hat{\chi}^2 < \chi^2_{(k-1;\alpha)}$): $\hat{\chi}^2 = 22,46 < 27,86 = \chi^2_{(6;0,0001)}$							
Regression mit F-Test für Signifikanz von b gegen 0 ($\hat{F} > F_{(n_1,n_2;\alpha)}$)							
b	0,686	0,582	0,548	0,550	0,552	0,406	0,430
a (E)	12,4	13,95	14,34	13,55	11,78	16,18	11,88
$\hat{F}$	360,18	444,10	175,21	233,14	166,73	62,9	102,57
$F_{(1,n-2;0,001)}$	12,14	12,14	12,14	12,14	12,17	12,29	12,52
$\hat{y}_{x=13}$ (E)	21,32	21,52	21,46	20,70	18,96	21,46	17,47
$\hat{y}_{x=55}$ (E)	50,13	45,96	44,48	43,80	42,14	38,51	35,53
Homogenitäts-Test für $b_1 - b_7$ ($\hat{F} < F_{(k-1,n-2k;\alpha)}$): $\hat{F} = 5,6 > 3,84 = F_{(6,354;0,001)}$							

Marcusenius paucisquamatus						
Knollenorgan	1	2	3	4	5	6
kleinste Durchmesser (µm)	170,8	152,5	115,9	122,0	112,85	106,75
größte Durchmesser (µm)	244,0	219,6	210,45	201,3	186,05	164,7
Zunahme in %	42,9	44,0	81,6	65,0	64,9	54,3
n	44	42	43	44	44	40
$\bar{x}$ (mm)	61,40	61,07	61,37	61,40	61,40	61,50
$\bar{y}$ (E)*	32,34	28,80	26,78	24,79	22,73	22,13
Korrelation mit einseitigem t-Test für Signifikanz von r gegen 0 ($\hat{t} > t_{(n-2;\alpha)}$)						
r	0,631	0,643	0,727	0,692	0,636	0,837
$\hat{t}$	5,20	5,28	6,83	6,22	5,36	9,6
$t_{(n-2;0,001)}$	3,296	3,307	3,301	3,296	3,296	3,319
Homogenitäts-Test für $r_1 - r_6$ ($\hat{\chi}^2 < \chi^2_{(k-1;\alpha)}$): $\hat{\chi}^2 = 7,23 < 20,52 = \chi^2_{(5;0,001)}$						
Regression mit F-Test für Signifikanz von b gegen 0 ($\hat{F} > F_{(n_1,n_2;\alpha)}$)						
b	0,156	0,153	0,198	0,197	0,118	0,096
a (E)	22,70	19,46	14,63	12,65	15,59	16,25
$\hat{F}$	27,82	28,26	45,94	38,79	28,50	88,67
$F_{(1,n-2;0,001)}$	12,52	12,61	12,56	12,52	12,52	12,72
$\hat{y}_{x=46}$ (E)	29,94	26,50	23,74	21,75	20,94	20,67
$\hat{y}_{x=91}$ (E)	36,96	33,38	32,65	30,62	26,25	24,99
Homogenitäts-Test für $b_1 - b_6$ ($\hat{F} < F_{(k-1,n-2k;\alpha)}$): $\hat{F} = 2,34 < 4,26 = F_{(5,245;0,001)}$						

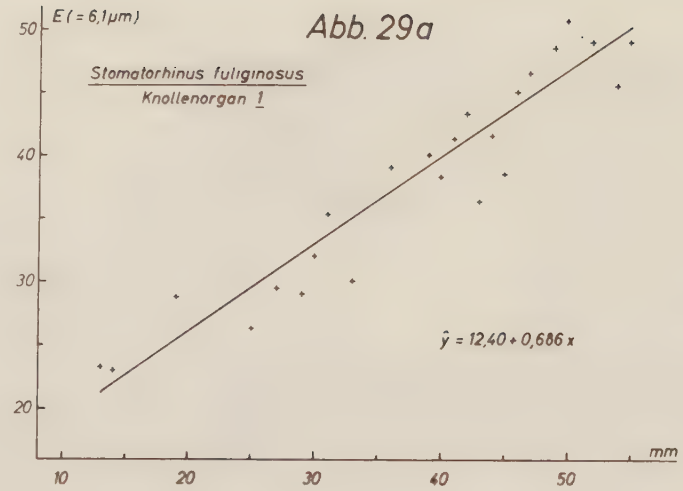


Abb. 29a

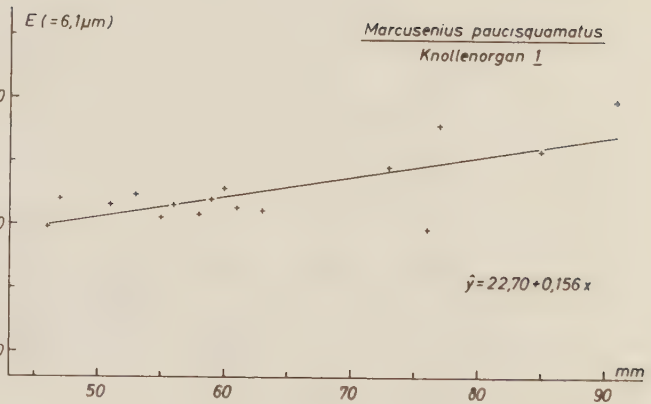


Abb. 29b

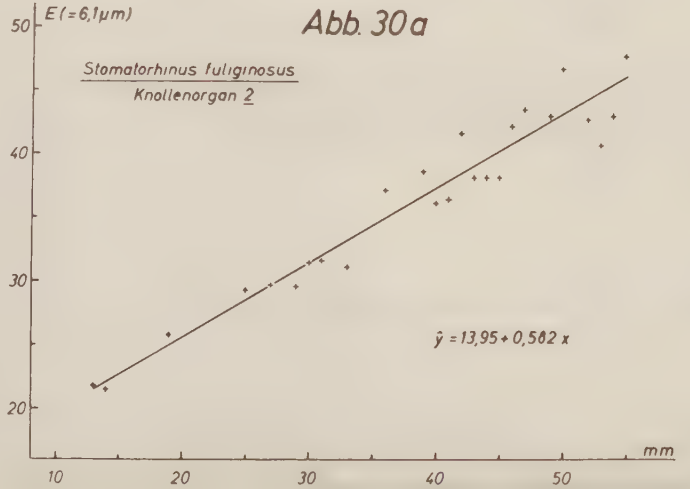


Abb. 30a

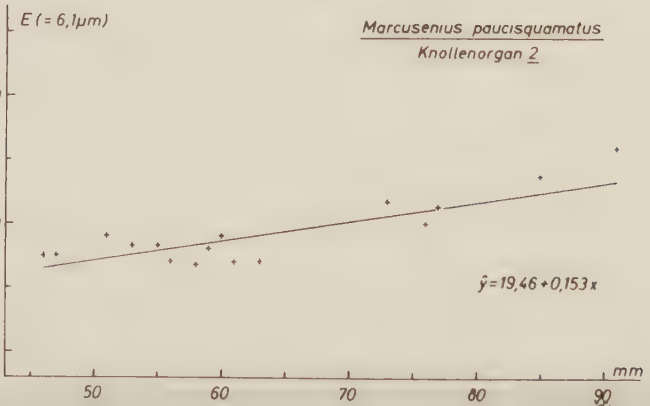


Abb. 30b

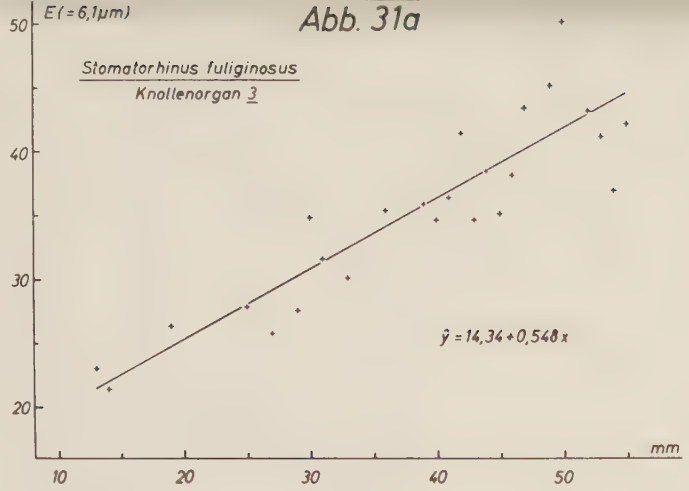


Abb. 31a

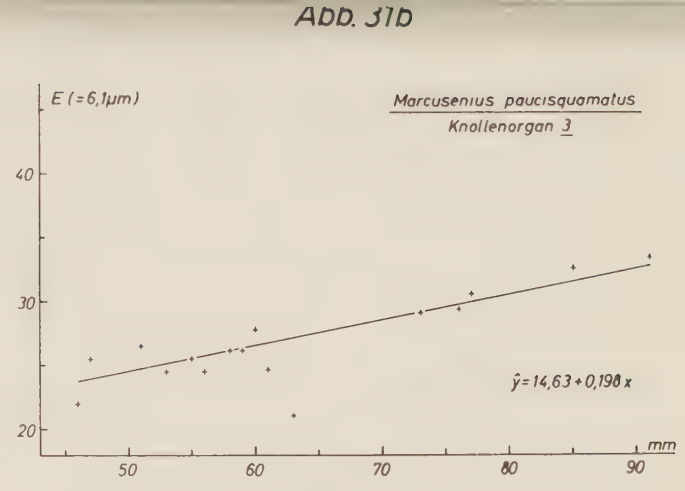


Abb. 31b

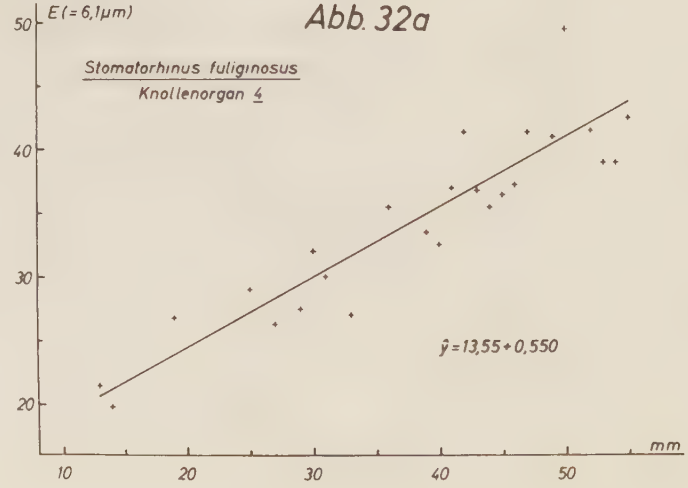


Abb. 32a

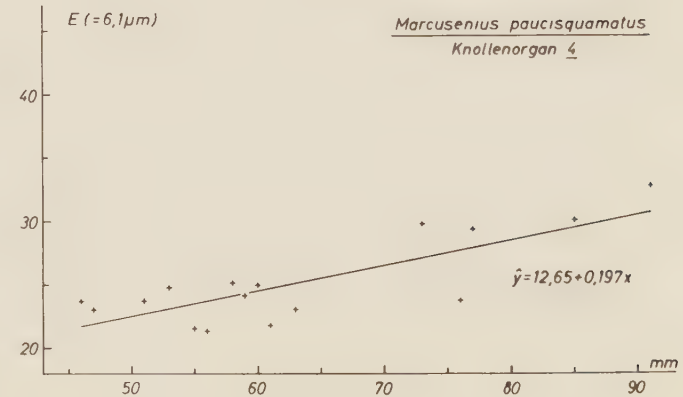


Abb. 32b

Abb. 33a

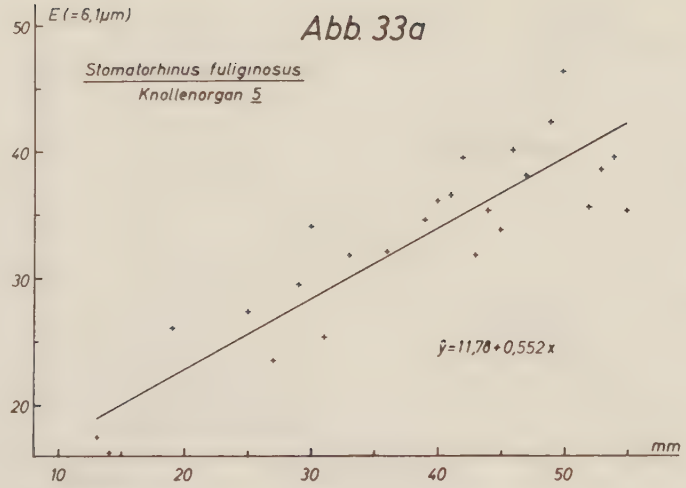


Abb. 33b

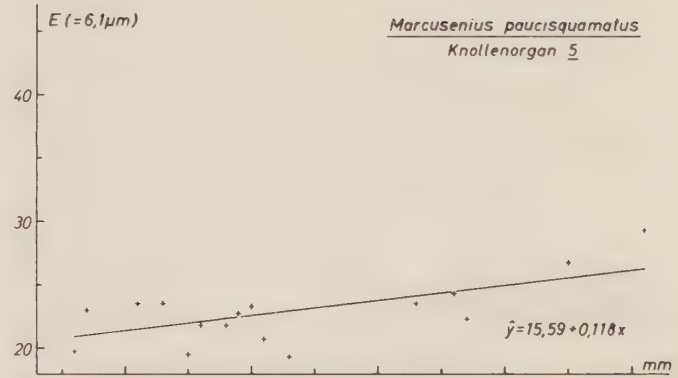


Abb. 34a

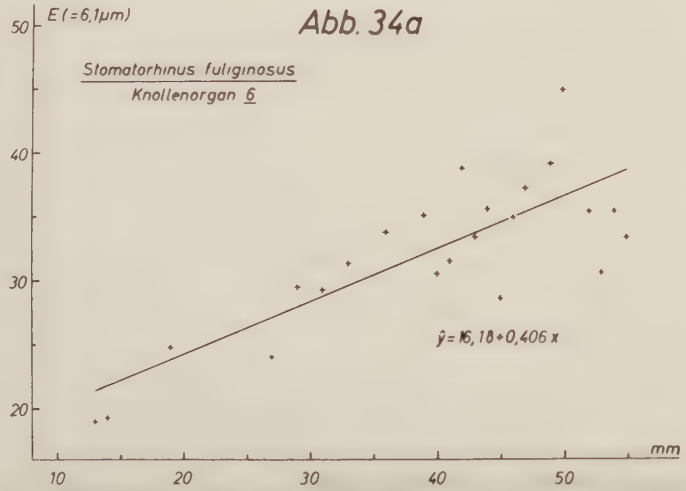
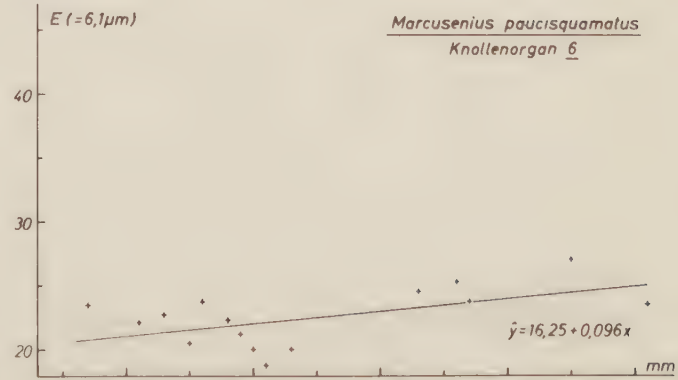


Abb. 34b



veau (einseitiger t-Test, Tab. 6), außerdem ließ sich ihre Homogenität mit dem χ^2-Test auf dem 0,01%-Niveau absichern (Tab. 6). Der mittlere Korrelationskoeffizient $\bar{r}$ beträgt danach 0,89 mit Vertrauensgrenzen im 99,99%-Bereich von $0,84 \leq \rho \leq 0,93$.
Die Regressionskoeffizienten zeigen Werte von 0,406 für K_6 bis 0,686 für K_1. Alle diese Werte sind signifikant gegen 0 auf dem 0,1%-Niveau. Ihre Homogenität konnte nicht gesichert werden (Tab. 6). Die Abb. 29a - 34a zeigen die Regressionslinien von K_1 - K_6 bei S. fuliginosus.
Die Konstanten a reichen von 11,78 E bei K_5 bis 16,18 E bei K_6.
Im Vergleich der kleinsten und größten Durchmesser der Knollenorgane zeigt sich eine starke Größenzunahme. So betragen z.B. bei K_1 diese Werte 134 bzw. 335 µm, was einer Zunahme von 150 % entspricht. Im Mittel liegt diese bei 160 %.
Auch bei den großen Knollenorganen läßt sich also eine klare Abhängigkeit der Organdurchmesser von der Standardlänge der Tiere nachweisen.
Alle statistischen Daten für S. fuliginosus sind in Tab. 6 zusammengefaßt.

Marcusenius paucisquamatus

Bei M. paucisquamatus wurden bei denselben Tieren wie im Fall der freien Neuromasten K_1 - K_6 vermessen und ausgewertet. K_7 von S. fuliginosus bleibt deshalb bei späteren Vergleichen unberücksichtigt.
Auch hier ergab sich wieder eine positive Korrelation zwischen steigender Standardlänge und der Größenzunahme der Knollenorgane. Die Korrelationskoeffizienten liegen im Bereich von 0,63 bei K_1 bis 0,84 bei K_6; sie sind alle signifikant gegen 0 auf dem 0,1%-Niveau und zeigen Homogenität auf demselben Niveau (Tab. 7). Der durchschnittliche Korrelationskoeffizient beträgt 0,7 mit Vertrauensgrenzen im 99,9%-Bereich von $0,59 \leq \rho \leq 0,79$.
Die Regressionskoeffizienten reichen von 0,096 für K_6 bis 0,198 für K_3. Die Werte sind alle signifikant gegen 0 auf

dem 0,1%-Niveau und ihre Homogenität konnte ebenfalls auf dem 0,1%-Niveau gesichert werden (Tab. 7). In den Abb. 29b - - 34b sind die Regressionslinien von K_1 - K_6 bei M. paucisquamatus dargestellt.
Die Konstanten a haben Werte zwischen 12,65 E für K_4 und 22,7 E für K_1 .
Beim Vergleich der kleinsten und größten Knollenorgandurchmesser zeigt sich ein weitaus geringerer Zuwachs, verglichen mit S. fuliginosus. So betragen z.B. die beiden Durchmesser von K_1 171 bzw. 244 µm. Dies bedeutet eine Zunahme um ca. 43 %, im Mittel sind es 59 % (Tab. 7).
Auch bei M. paucisquamatus gibt es also eine Abhängigkeit der Durchmesser der großen Knollenorgane von der Standardlänge der Tiere. Sie ist jedoch nicht so stark ausgeprägt wie bei S. fuliginosus.
Alle statistischen Daten der Knollenorgane von M. paucisquamatus sind in Tab. 7 zusammengefaßt.

Vergleich der Ergebnisse zwischen S. fuliginosus und M paucisquamatus

Die Ergebnisse der Wachstumsuntersuchungen zeigen eine in allen Fällen deutliche positive Korrelation zwischen dem Durchmesser der Sinnesorgane und der Standardlänge der Tiere. Bei S. fuliginosus ist diese Beziehung stärker ausgeprägt als bei M. paucisquamatus. Der Grund dafür dürfte einmal im Unterschied zwischen den untersuchten Standardlängen-Bereichen zu suchen sein. Da im Falle von M. paucisquamatus die untersuchten Exemplare jedoch höchstwahrscheinlich keine einheitliche Art repräsentieren (s. Artenliste), könnten hier auch artspezifische Unterschiede an der größeren Streuung der Durchmesser-Werte beteiligt sein.
S. fuliginosus wird nur ca. 60 mm lang, wie überhaupt alle 12 Arten dieser Gattung höchstens eine Länge von 110 mm erreichen (POLL, 1945; HARDER, pers. Mitteilung). Mit 55 mm lag das größte untersuchte Exemplar nahe an dieser Obergrenze. Andererseits beginnt der untersuchte Längenbereich schon bei 13 mm, was bedeutet, daß auch postlarvale Entwicklungsstufen in die Untersuchung mit einbezogen wurden. Bei 13 und 14 mm

Standardlänge sind beispielsweise die Rücken- After- und Schwanzflossen der Tiere noch nicht voll entwickelt, so daß die Anzahl der Flossenstrahlen nicht sicher bestimmt werden kann (HARDER, pers. Mitteilung). Auch ist das larvale Elektrische Organ bis ca. 21 - 22 mm SL in Tätigkeit, danach beginnt das adulte Elektrische Organ zu arbeiten. Gemessen allerdings an der hohen Konstanz der Neuromastenzahl ungeachtet der Körperlänge müssen auch die Tiere mit 13 bzw. 14 mm SL als ausgeformt angesehen werden.
Mit Sicherheit kann man bei M. paucisquamatus von einem Ausgeformtsein der untersuchten Exemplare ausgehen, denn dort reicht der für die Wachstumsuntersuchungen verwendete Längenbereich von 46 - 91 mm. Selbst am unteren Rand des Bereichs dürften die Tiere ausgewachsen gewesen sein.
QUINET (1971) hat bereits festgestellt, daß die Durchmesser der Elektrorezeptoren der Mormyridae umso stärker streuen, je größer bzw. älter die Fische sind. Diese stärkere Streuung dürfte auch mit ein Grund für die schwächere Korrelation bei dem nicht "artreinen" M. paucisquamatus sein, verglichen mit S. fuliginosus. Dies gilt sowohl für die freien Neuromasten als auch für die großen Knollenorgane.
Aufgrund der unterschiedlichen Standardlängen-Bereiche muß auch die Regression der untersuchten Hautsinnesorgane mit entsprechenden Einschränkungen betrachtet werden. Die Tab. 8 und 9 zeigen signifikante Unterschiede zwischen S. fuliginosus und M. paucisquamatus in den Regressionskoeffizienten sowohl der freien Neuromasten als auch der großen Knollenorgane. Dies würde bedeuten, daß im untersuchten Bereich von M. paucisquamatus ein langsameres Wachstum stattfindet als bei S. fuliginosus. Gleichzeitig sind auch die Konstanten a (Abschnitt auf der y-Achse bei x = 0) im umgekehrten Sinne verschieden, sie sind bei S. fuliginosus deutlich kleiner. Hier sind die Differenzen im Falle der freien Neuromasten alle gesichert (Tab. 10), während es bei den Knollenorganen keine einheitliche Tendenz gibt (Tab. 11).
Bezüglich der Regressionskoeffizienten kommen zwei Möglichkeiten in Betracht, um die unterschiedlichen Werte bei den beiden untersuchten Arten zu erklären. Einmal ist es sehr

Neuromast	S. fuliginosus	M. paucisquamatus	Δ	$\hat{F}$
a	0,279	0,141	0,138	$45,04 > F_{1,101;0,001} = 11,50$
b	0,330	0,128	0,202	$93,24 > F_{1,93;0,001} = 11,55$
c	0,313	0,191	0,122	$21,64 > F_{1,95;0,001} = 11,53$
d	0,373	0,199	0,174	$42,18 > F_{1,97;0,001} = 11,52$
e	0,358	0,243	0,115	$22,84 > F_{1,99;0,001} = 11,50$
f	0,357	0,226	0,131	$34,27 > F_{1,100;0,001} = 11,49$
g	0,415	0,222	0,193	$45,60 > F_{1,99;0,001} = 11,50$
h	0,387	0,194	0,193	$38,46 > F_{1,96;0,001} = 11,53$

Tab. 8: Vergleich der Regressionskoeffizienten b der Neuromasten a - h zwischen Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus. Die Koeffizienten sind signifikant verschieden auf dem 0,1%-Niveau, wenn $\hat{F} > F_{1,n_1+n_2-4;\alpha}$.

Knollenorgan	S. fuliginosus	M. paucisquamatus	Δ	$\hat{F}$
1	0,686	0,156	0,530	$115,79 > F_{1,95;0,001} = 11,53$
2	0,582	0,153	0,429	$105,46 > F_{1,93;0,001} = 11,55$
3	0,584	0,198	0,386	$42,63 > F_{1,94;0.001} = 11,54$
4	0,550	0,197	0,353	$50,27 > F_{1,94;0,001} = 11,53$
5	0,552	0,118	0,434	$67,15 > F_{1,94;0,001} = 11,54$
6	0,406	0,096	0,310	$25,10 > F_{1,86;0,001} = 11,61$

Tab. 9: Vergleich der Regressionskoeffizienten b der großen Knollenorgane 1 - 6 zwischen Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus. Die Koeffizienten sind signifikant verschieden auf dem 0,1%-Niveau, wenn $\hat{F} > F_{1,n_1+n_2-4;\alpha}$.

Neuromast	S. fuliginosus	M. paucisquamatus	Δ	$\hat{t}$
a	7,42	11,18	3,76	$20,92 \geqq t_{53;0,001} = 3,48$
b	8,08	13,51	5,43	$27,33 \geqq t_{44;0,001} = 3,53$
c	8,51	12,56	4,05	$17,64 \geqq t_{55;0,001} = 3,48$
d	7,0	14,38	7,38	$37,16 \geqq t_{57;0,001} = 3,47$
e	8,01	12,85	4,84	$22,45 \geqq t_{54;0,001} = 3,48$
f	7,77	11,21	3,44	$15,20 \geqq t_{47;0,001} = 3,51$
g	6,55	12,6	6,05	$21,87 \geqq t_{48;0,001} = 3,50$
h	8,34	15,07	6,73	$22,57 \geqq t_{47;0,001} = 3,51$

Tab. 10: Vergleich der Konstanten a der Neuromasten a - h zwischen Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus. Die Werte sind signifikant verschieden auf dem 0,1%-Niveau, wenn $\hat{t} \geqq t_{\nu;\alpha}$.

Knollenorgan	S. fuliginosus	M. paucisquamatus	Δ	$\hat{t}$
1	12,40	22,70	10,20	$31,15 \geqq t_{97;0,001} = 3,39$
2	13,95	19,45	5,51	$17,65 > t_{65;0,001} = 3,45$
3	14,34	14,63	0,29	$0,82 < t_{96;0,001} = 3,39$
4	13,55	12,65	0,90	$2,62 < t_{97;0,001} = 3,39$
5	11,78	15,59	3,81	$11,95 \geqq t_{96;0,001} = 3,39$
6	16,18	16,25	0,07	$0,20 < t_{88;0,001} = 3,40$

Tab. 11: Vergleich der Konstanten a der großen Knollenorgane 1 - 6 zwischen Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus. Die Werte sind signifikant verschieden auf dem 0,1%-Niveau, wenn $\hat{t} \geqq t_{\nu;\alpha}$.

wahrscheinlich, daß das Wachstum der Hautsinnesorgane zu einem relativ frühen Zeitpunkt einen Knick erfährt, wo eine steile Jugend- bzw. Larval-Phase von einer flacheren Adult-Phase abgelöst wird. Dieses Phänomen tritt bei Wachstumsprozessen sehr häufig auf. Bei S. fuliginosus wären dann beide Phasen in die Regression eingegeangen, bei M. paucisquamatus nur die Adult-Phase erfaßt. Hierfür sprechen vor allem die Ergebnisse bei den freien Neuromasten, und dabei besonders die Werte der Konstanten a.
Legt man außerdem noch die Tatsache zugrunde, daß bei kleinwüchsigen Arten wie S. fuliginosus Wachstumsprozesse relativ schneller ablaufen als bei großwüchsigen Arten wie z.B. M. paucisquamatus (HARDER, pers. Mitteilung), dann bietet sich damit eine weitere bzw. ergänzende Erklärung für die unterschiedlichen Steigungen an. Der Zeitfaktor, der hierbei eine Rolle spielen dürfte, konnte allerdings in dieser Untersuchung nicht berücksichtigt werden, da es bei Wildfängen von tropischen Fischen praktisch unmöglich ist, eine sichere Altersbestimmung vorzunehmen.
Wie aus Tab. 11 hervorgeht, sind die Konstanten a der großen Knollenorgane bei M. paucisquamatus nicht immer größer als bei S. fuliginosus. Im Vergleich zu den freien Neuromasten gibt es hier also eine größere Variabilität in der Organgröße.

Teil III: Vergleich der Topografie von freien Neuromasten und großen Knollenorganen am Kopf verschiedener Gattungen bzw. Arten der Familie Mormyridae.

Marcusenius paucisquamatus hat am Kopf etwa um die Hälfte weniger freie Neuromasten als Stomatorhinus fuliginosus (vgl. Teil II), das Verteilungsmuster ist aber bei beiden Arten gleich. Der zahlenmäßige Unterschied beruht daher auf unterschiedlichen Neuromastenzahlen in den einzelnen Linien.
Um zu prüfen, ob sich aus diesen Verteilungs- und Zahlenverhältnissen gattungs- oder artspezifische Merkmale ableiten lassen, wurden weitere Mormyridengattungen bzw -arten untersucht. Da die Befunde an M. paucisquamatus und S. fuliginosus

eine hohe zahlenmäßige Konstanz der Sinnesorgane zeigten, wurden jeweils nur wenige Exemplare der in Frage kommenden Arten untersucht. In manchen Fällen war auch nur 1 Exemplar mit einer gut erhaltenen Epidermis verfügbar.
Da die Verteilung der freien Neuromasten streng bilateral ist, wurde in den Abb. 35 - 51 oft nur eine Kopfhälfte dargestellt.
Außer der Topografie der freien Neuromasten wurde geprüft, ob auch die großen Knollenorgane K_1 - K_6 vorhanden sind. Dabei interessierte besonders die Lage von K_1 - K_4 relativ zum Auge (vgl. Teil II, 2.). Auch hier wurden aus den genannten Gründen nur wenige Exemplare der jeweiligen Art untersucht. Insgesamt waren es 103 Exemplare von 22 Arten aus 14 der 18 Mormyridengattungen (s. Artenliste).

1. Gattung Gnathonemus

Von den 5 Arten dieser Gattung wurden Gnathonemus petersii (3 Exemplare) und Gnathonemus brevicaudatus (1) untersucht.

Gnathonemus petersii

Obwohl sich die vorliegende Arbeit in erster Linie mit den Seitenlinienorganen des Kopfes befaßt, soll an dieser Stelle die Verteilung der freien Neuromasten innerhalb des gesamten elektrorezeptiven Bereichs der Epidermis eines Mormyriden gezeigt werden.
Abb. 35 verdeutlicht am Beispiel von Gnathonemus petersii, daß sich das Vorkommen der freien Neuromasten auf Kopf und Rücken beschränkt, während die gesamte Elektrorezeptor-Epidermis des Bauches frei ist von derartigen Sinnesorganen. Dies wurde bei allen hier untersuchten Mormyriden beobachtet.
Die dorsalen Rumpflinien (dRl) von G. petersii bestehen aus jeweils 12 freien Neuromasten (Abb. 35), die jedoch nicht ganz so streng bilateral symmetrisch angeordnet zu sein scheinen, wie dies vom Kopf bekannt ist (vgl. Teil II, 4.).
Die Anzahl der freien Neuromasten am Kopf des abgebildeten Tieres beträgt 39, aus dem Vergleich beider Kopfhälften ergibt sich eine geschätzte Zahl von 41 (Tab. 12, vgl. Teil II).
Die Werte der anderen beiden untersuchten Tiere betragen

40 (42) und 43. Insgesamt bedeutet dies eine mittlere Gesamtzahl von 42 freien Neuromasten am Kopf von G. petersii (Tab. 13).

3 freie Neuromasten liegen normalerweise in der Rostral - - Kommissur (RK); in Abb. 35 ist diese auf der rechten Seite nicht ganz vollständig.
Die nasale Linie (nL) ist mit 5 freien Neuromasten vertreten , auch hier fehlt in Abb. 35 rechts ein Neuromast.
Die drei Kopflinien bestehen aus 2 (vordere), 3 (mittlere) und 1 freien Neuromasten (hintere).
3 - 4 freie Neuromasten bilden die praeoperculare Linie (poL).
Schließlich wird die mandibulare Linie (mL) von jeweils 2 und die Submandibular-Kommissur von 1 freien Neuromasten gebildet. Letzterer befindet sich an der Ansatzstelle der Bartel am Kinn.

Die großen Knollenorgane K_1 - K_6 sind auch bei G. petersii vorhanden. K_1 und K_2 liegen, wie schon von M. paucisquamatus und S. fuliginosus bekannt (Teil II), dorsal und K_3 und K_4 ventral des Auges. K_5 befindet sich fast median in der Kehlgegend, während K_6 in unmittelbarer Nähe der mittleren Kopflinie gelegen ist (Abb. 35).
Die Lage von K_1 - K_4 in Bezug auf das Auge ist folgende:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht,
$K_1 \cdots K_4$ tangiert das Auge,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge schwach und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge im Mittelpunkt (Tab. 14)

$K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich rostral am Augenrand.

---

zu den Abb. 35 - 51: Verteilung der freien Neuromasten sowie die Lage einiger besonders großer Knollenorgane innerhalb des elektrorezeptiven Epidermisbereichs am Kopf verschiedener Mormyriden-Gattungen bzw. -Arten; ● = Neuromast, ○ = Knollenorgan.

A, Auge; *dRl*, dorsale Rumpflinie; *hKl*, hintere Kopflinie; *hN*, hintere Nasenöffnung; *mKl*, mittlere Kopflinie; *mL*, mandibulare Linie; *nL*, nasale Linie; *poL*, praeoperculare Linie; *RK*, Rostral-Kommissur; *Rsl*, Rumpfseitenlinie; *SmK*, Submandibular-Kommissur; *vKl*, vordere Kopflinie; *vN*, vordere Nasenöffnung.

Abb. 35

Gnathonemus petersii

(Die Beobachtungen hierzu wurden an den Tieren selbst gemacht. Da die Lage des Auges in einem Epidermis-Flächenpräparat nicht ganz exakt festzulegen ist, kann es in manchen Fällen sein, daß die Abbildung diesbezüglich von den Angaben im Text etwas abweicht.)

Gnathonemus brevicaudatus

Bezüglich der Verteilung der freien Neuromasten sowie der Lage der großen Knollenorgane ließen sich keine Unterschiede zu G. petersii feststellen (Tab. 12, 13 u. 14). Die Gesamtzahl der freien Neuromasten bei dem untersuchten Exemplar beträgt 40.

2. Gattung Boulengeromyrus

Diese Gattung ist monospezifisch und nur durch Boulengeromyrus knoepffleri vertreten. 1 Exemplar konnte untersucht werden.

Boulengeromyrus knoepffleri

1 freier Neuromast bildet hier die Rostral-Kommissur auf jeder Seite des Kopfes, die nasale Linie besteht aus 4 freien Neuromasten.
Die vordere und mittlere Kopflinie wird von 2 bzw. 3 freien Neuromasten gebildet, die hintere Kopflinie enthält 1 (Abb. 36 u. Tab. 12).
3 freie Neuromasten liegen auf der praeopercularen Linie, 4 auf der mandibularen. Eine Submandibular-Kommissur fehlt. Insgesamt beträgt die Anzahl der freien Neuromasten des untersuchten Exemplars 33 (36), Abb. 36 zeigt die linke Hälfte der Kopfepidermis mit den betreffenden Neuromasten (Tab. 13).
Die Knollenorgane 1 - 6 sind auch hier vorhanden (Abb. 36). K_5 fehlt, dies ist aber vermutlich eine individuelle Abweichung des untersuchten Tieres.

Abb. 36 *Boulengeromyrus knoepffleri*

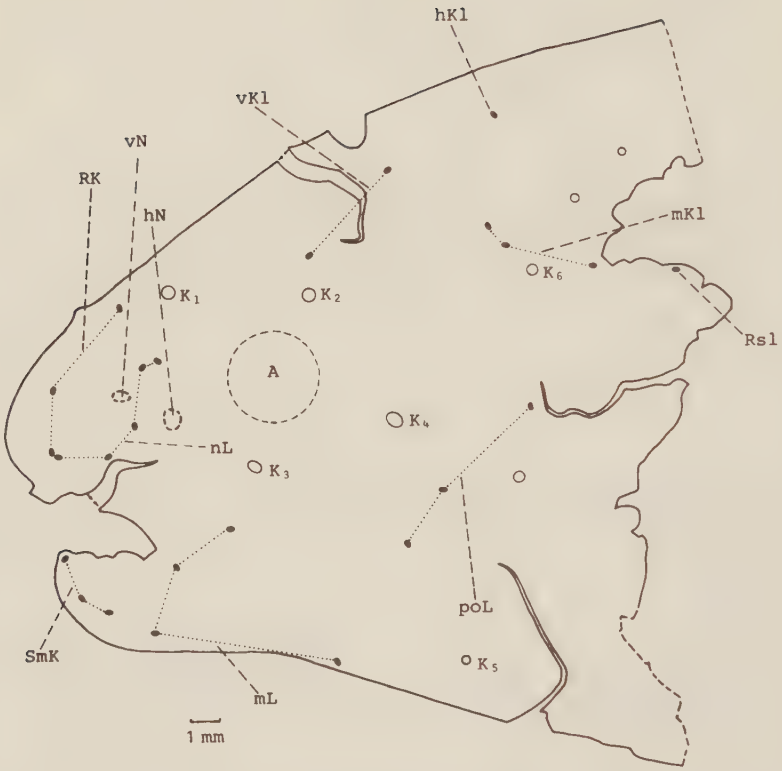


Abb. 37 *Brienomyrus curvifrons*

Die Lage von K_1 - K_4 relativ zum Auge:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge deutlich,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge nahe dem Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

$K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich innerhalb des Auges etwas caudal vom Mittelpunkt.

3. Gattung Brienomyrus

8 Arten bilden diese Gattung; 2 davon konnten in die Untersuchung mit einbezogen werden, Brienomyrus curvifrons (2) und Brienomyrus niger (1), letztere Art wird als angehörig zu einer eigenen Untergattung, Brevimyrus, angesehen.

Brienomyrus curvifrons

Wie Abb. 37 zeigt, besteht die Rostral-Kommissur hier aus 3, die nasale Linie aus 5 freien Neuromasten.
Die drei Kopflinien enthalten 2 (vordere), 3 (mittlere) bzw. 1 freien Neuromasten (hintere).
Während die praeoperculare Linie aus 3 freien Neuromasten besteht, wird die mandibulare Linie von 4 freien Neuromasten gebildet.
Die Submandibular-Kommissur ist mit 3 freien Neuromasten vertreten, Tab. 12 gibt eine Übersicht über die Verteilung
Die Gesamtzahl der freien Neuromasten der beiden untersuchten Tiere beträgt 47 (48) bzw. 44 (48) (Tab. 12), geschätzt liegt sie im Mittel bei 48 (Tab. 13).

Auch bei B. curvifrons finden sich die 6 großen Knollenorgane wie bei den anderen bereits untersuchten Arten (Abb. 37). Die Lage von K_1 - K_4 bezogen auf das Auge sieht folgendermaßen aus:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge deutlich nahe dem Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich nahe dem Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

$K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich leicht dorsocaudal des Mittelpunkts im Auge.

Brienomyrus niger

Diese Art besitzt in der Rostral-Kommissur 3 freie Neuromasten, in der nasalen Linie 5 (Abb. 38).
Die Kopflinien enthalten 2 (vordere), 3 (mittlere) und 1 (hintere) freie Neuromasten.
Die praeoperculare Linie wird von 3, die mandibulare Linie von 4 freien Neuromasten gebildet.
Bezüglich der Submandibular-Kommissur besteht zu B. curvifrons ein kleiner Unterschied. Sie ist bei B. niger nur durch 2 freie Neuromasten repräsentiert, wovon in Abb. 38 einer fehlt.
Tab. 12 gibt eine Übersicht über die Verteilung der insgesamt 44 (46) freien Neuromasten.

Wie bei B. curvifrons findet man auch bei B. niger die 6 großen Knollenorgane (Abb. 38). In Bezug auf die Lage der Elektrorezeptoren K_1 - K_4 relativ zum Auge gibt es Unterschiede zu B. curvifrons:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge schwach,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge deutlich nahe dem Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge in seinem Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

$K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich praktisch im Augenmittelpunkt.

4. Gattung Hippopotamyrus

2 Arten aus dieser Gattung, die insgesamt 16 Spezies umfaßt, standen mit jeweils 3 Exemplaren für die Untersuchung zur Verfügung: Hippopotamyrus ansorgii und Hippopotamyrus batesii.

Abb. 38 *Brienomyrus niger*

Hippopotamyrus ansorgii

Die Rostral-Kommissur enthält hier 3, die nasale Linie 5 freie Neuromasten.
Auf den Kopflinien finden sich 2 (vordere), 3 (mittlere) und 1 (hintere) freie Neuromasten.
Die praeoperculare Linie weist 3, die mandibulare Linie 4 und die Submandibular-Kommissur 3 freie Neuromasten auf.
Die 3 untersuchten Tiere haben insgesamt 46 bis 48 freie Neuromasten am Kopf (Tab. 12), wobei der höhere Wert auch dem mittleren Schätzwert entspricht (Tab. 13).

Auch bei dieser Mormyridenart lassen sich die 6 großen Knollenorgane gut erkennen. Die Lage von K_1 - K_4 relativ zum Auge:

$K_1 \cdots K_3$ tangiert das Auge,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge deutlich,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich nahe dem Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich innerhalb des Auges caudal vom Mittelpunkt.

Hippopotamyrus batesii

Die Neuromastenverteilung entspricht der von H. ansorgii (Tab. 12 u. 13).

Die großen Knollenorgane sind auch bei H. batesii vorhanden, die Lage von K_1 - K_4 in Bezug auf das Auge ist leicht verändert, denn $K_2 \cdots K_3$ schneidet hier genau im Mittelpunkt des Auges (Tab. 14). Dementsprechend verlagert sich auch der Schnittpunkt der Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ im Vergleich etwas nach dorsal.

5. Gattung Hyperopisus

Aus dieser monospezifischen Gattung wurden 2 Exemplare von Hyperopisus bebe untersucht.

Abb. 39 *Hyperopisus bebe*

Hyperopisus bebe

Die Rostral-Kommissur von H. bebe besteht aus 3, die nasale Linie aus 5 freien Neuromasten.
Die vordere Kopflinie wird von 2, die mittlere von 3 freien Neuromasten gebildet; bei der hinteren Kopflinie handelt es sich um 1 freien Neuromasten.
In der praeopercularen Linie sind 5 freie Neuromasten angeordnet, Abb. 39 zeigt den am weitesten dorsalen auch extrem weit rostral.
Die mandibulare Linie enthält 5, die Submandibular-Kommissur 2 freie Neuromasten. Bei letzterer ist in Abb. 39 der zweite, medialer gelegene, abgeschnitten.
Insgesamt befinden sich am Kopf der beiden untersuchten Individuen inclusive geschätzter Werte 52 freie Neuromasten (Tab. 12 u. 13). Beim einen Tier konnte allerdings nur eine Kopfhälfte ausgewertet werden.

Auch H. bebe hat die bekannten 6 großen Knollenorgane am Kopf (Abb. 39). Die Lage von K_1 - K_4 bezüglich des Auges ist folgende:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge deutlich,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge ebenfalls deutlich und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht oder tangiert es (Tab. 14)

$K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich im Auge etwas rostral des Mittelpunkts.

6. Gattung Isichthys

Diese Gattung ist wiederum monospezifisch mit Isichthys henryi. Untersucht wurden 5 Exemplare.

Isichthys henryi

Wie Abb. 40 zeigt, befinden sich auf der Linie der Rostral-Kommissur bei I. henryi 4, auf der nasalen Linie 6 freie Neuromasten.

Abb. 40 *Isichthys henryi*

Die Kopflinien werden von 2 (vordere), 3 (mittlere) und 1 (hintere) freien Neuromasten gebildet.
In der praeopercularen Linie befinden sich 3, in der mandibularen Linie 5 - 8, im Mittel 6 freie Neuromasten (Tab. 12).
Die Submandibular-Kommissur besteht aus 3 - 4 freien Neuromasten.
Insgesamt besitzt I. henryi am Kopf im Mittel 60 freie Neuromasten , inclusive geschätzter Werte (Tab. 12 u. 13).

Die großen Knollenorgane sind auch bei dieser Gattung vorhanden (Abb. 40). Sie sind sogar auffallend groß und in mehrere Untereinheiten gegliedert. Die Lage von K_1 - K_4 bezüglich des Auges ist folgende:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge im Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ tangiert das Auge oder schneidet es nicht und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (K_2 und K_4 liegen extrem weit caudal vom Auge)(Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich ventrocaudal des Auges an seinem Rand.

7. Gattung Ivindomyrus

1 Exemplar von Ivindomyrus opdenboschi aus dieser monospezifischen Gattung konnte in die Untersuchung miteinbezogen werden.

Ivindomyrus opdenboschi

In der Rostral-Kommissur weist diese Art 3, in der nasalen Linie 5 freie Neuromasten auf.
Die Kopflinien enthalten 2 (vordere), 2 - 3 (mittlere) und 1 (hintere) freie Neuromasten.
3 freie Neuromasten liegen auf der praeopercularen Linie und ebenfalls 3 auf der mandibularen Linie.
Auch die Submandibular-Kommissur ist mit 3 freien Neuromasten vertreten (Tab.12).
Die Gesamtzahl der freien Neuromasten am Kopf von I. opden-

boschi beträgt 46, Schätzwerte eingeschlossen (Tab. 12 u. 13).

Die großen Knollenorgane kommen auch hier vor. K_1 - K_4 haben in Bezug auf das Auge folgende Lage:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge deutlich,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge im Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

$K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich innerhalb des Auges leicht rostroventral vom Mittelpunkt.

8. Gattung Marcusenius

Marcusenius ist die artenreichste Gattung der Mormyridae. Sie umfaßt 37 Arten, von denen 4 hier untersucht werden konnten: Neben Marcusenius paucisquamatus, der schon in Teil II der Arbeit ausführlich behandelt wurde, waren dies Marcusenius conicephalus (1), Marcusenius rheni (2) und Marcusenius senegalensis gracilis (1).

Marcusenius conicephalus

Die Rostral-Kommissur enthält hier, wie in Abb. 41 erkennbar ist, 3 freie Neuromasten, die nasale Linie 5.
Die vordere Kopflinie weist 2, die mittlere 5 freie Neuromasten auf, während die hintere Kopflinie wie üblich nur aus einem freien Neuromasten besteht (Tab. 12). Letzterer fehlt allerdings in der linken Kopfhälfte (Abb. 41).
Auf der praeopercularen Linie liegen 3 freie Neuromasten, auf der mandibularen Linie ebenfalls 3.
Die Submandibular-Kommissur wird von 3 freien Neuromasten gebildet.
Die Gesamtzahl der freien Neuromasten am Kopf von M. conicephalus beträgt 46 (48)(Tab. 12 u. 13).

Auch hier lassen sich die 6 großen Knollenorgane unschwer auffinden (Abb. 41). Hinsichtlich der Lage von K_1 - K_4 rela-

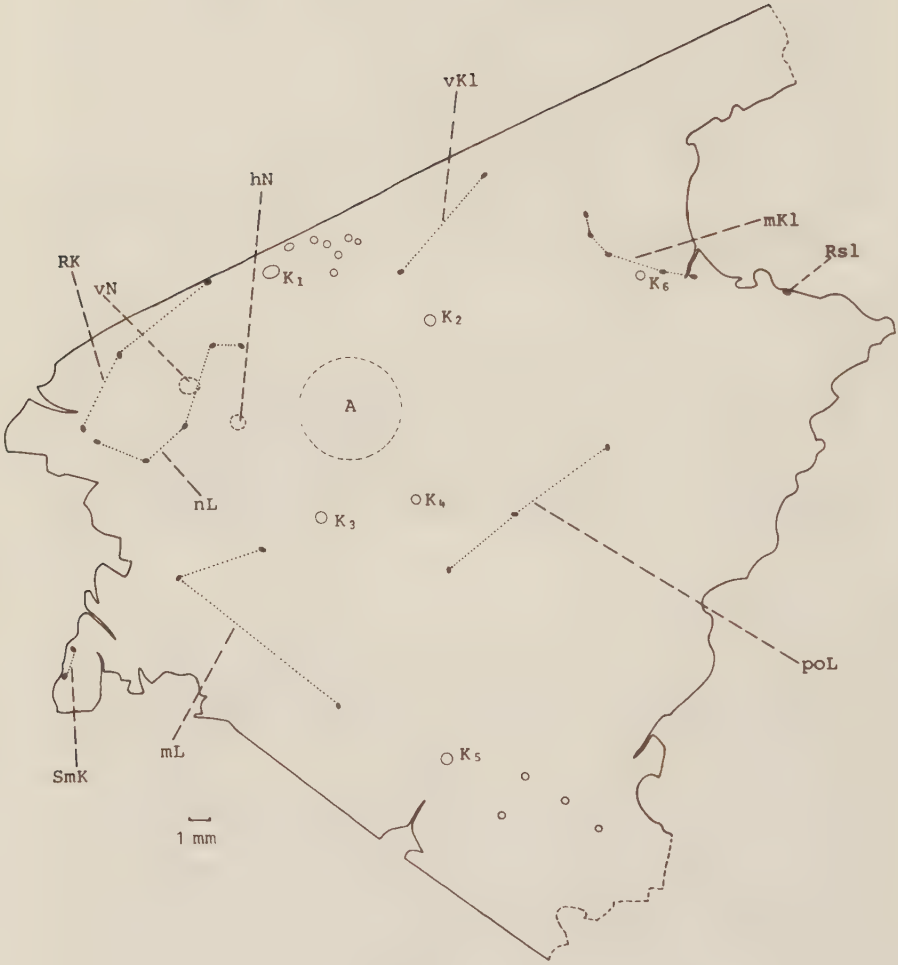


Abb. 41 *Marcusenius conicephalus*

tiv zum Auge zeigt sich folgendes:

$K_1 \cdots K_3$ tangiert das Auge,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge im Mittelpunkt
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich im Auge etwas caudoventral vom Mittelpunkt.

Marcusenius paucisquamatus

Die Verteilung der freien Neuromasten von M. paucisquamatus wurde bereits in Teil II, 1., die Lage der großen Knollenorgane in Teil II, 2. ausführlich behandelt (Tab. 2, 13 u. 14).
Abb. 42 zeigt nochmals die Verteilung der Sinnesorgane am Kopf eines Tieres mit 57 mm Standardlänge.

Marcusenius rheni

Die Rostral-Kommissur besteht hier nur aus 1 freien Neuromasten, die nasale Linie aus 4 (Abb, 43).
Die Kopflinien enthalten 2 (vordere), 3 (mittlere) bzw. 1 (hintere) freie Neuromasten.
Als praeoperculare Linie finden sich 3, in der mandibularen Linie auch 3 freie Neuromasten. Die Submandibular-Kommissur fehlt bei beiden untersuchten Tieren.
Insgesamt konnten am Kopf der beiden Exemplare 32 bzw. 33 freie Neuromasten gezählt werden (Tab.12), die geschätzte mittlere Gesamtzahl beträgt 34 (Tab.13).

Wie Abb. 43 zeigt, fehlt keines der 6 großen Knollenorgane. Die Lage von K_1 - K_4 relativ zum Auge ist wie folgt:

$K_1 \cdots K_3$ tangiert das Auge bzw. schneidet es schwach,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge deutlich,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge im Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich im Auge leicht dorsocaudal des Mittelpunktes.

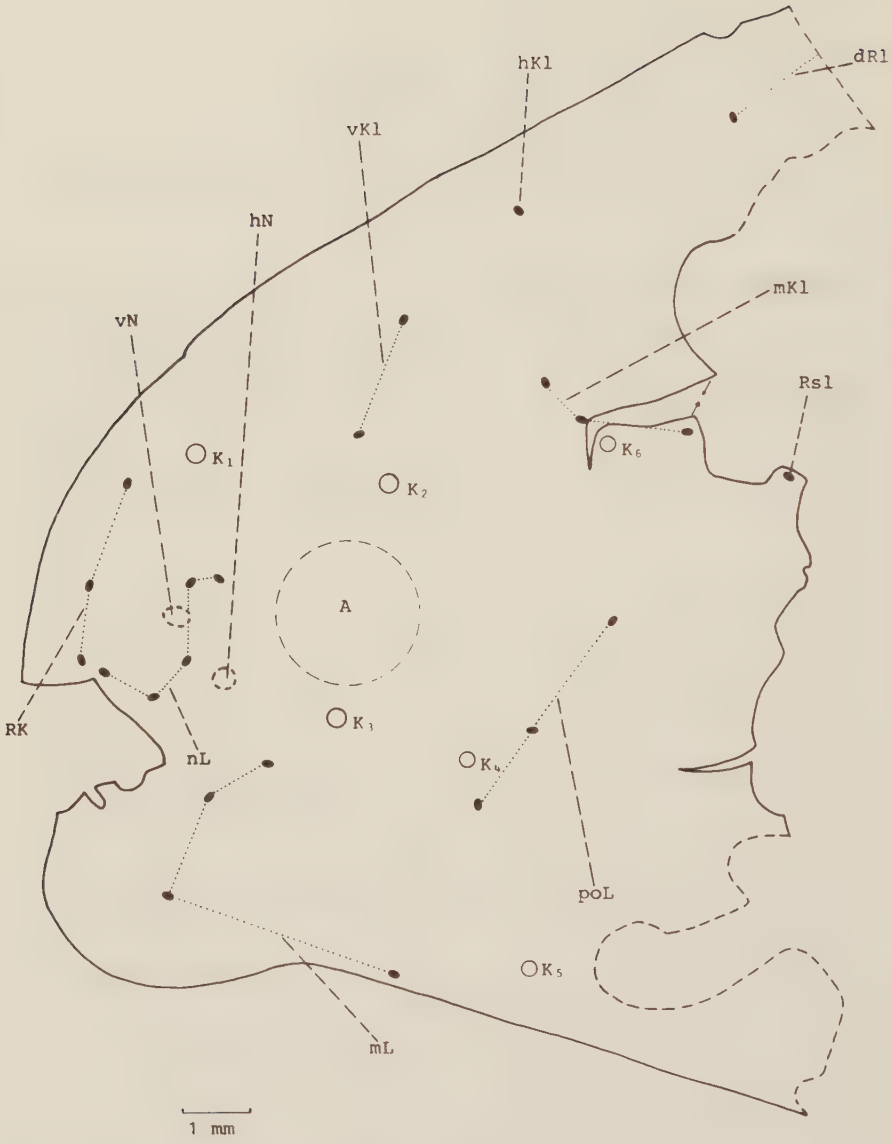


Abb. 42 *Marcusenius paucisquamatus*

Abb. 43 *Marcusenius rheni*

Marcusenius senegalensis gracilis

Bei dem untersuchten Tier liegen in der Rostral-Kommissur nur 2, auf der linken Seite (Abb. 44) sogar nur 1 freie Neuromasten. Die nasale Linie besteht aus 4 freien Neuromasten. Die vordere Kopflinie enthält hier links 3 und rechts 2 freie Neuromasten. Auf der mittleren Kopflinie befinden sich 3, die hintere Kopflinie besteht aus 1 freien Neuromasten.
In der praeopercularen Linie sind 3, in der mandibularen Linie 2 freie Neuromasten angeordnet. Eine Submandibular-Kommissur fehlt. (Abb. 44 u. Tab.12).
Inclusive des geschätzten Wertes der linken Rostral-Kommissur ergibt sich eine Gesamtzahl von 35 freien Neuromasten am Kopf von M. senegalensis gracilis (Tab. 12) , normalerweise beträgt diese Zahl vermutlich 34 wie bei M. rheni (Tab.13).

Die 6 großen Knollenorgane sind auch hier vorhanden (Abb. 44). Nachfolgend die Lage der Knollenorgane 1 - 4 relativ zum Auge:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge deutlich nahe dem Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge im Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich fast im Augenmittelpunkt.

9. Gattung Mormyrops

Diese Gattung ist mit 26 Arten die zweitstärkste der Mormyridae. Untersucht werden konnten 2 Arten: Mormyrops deliciosus (5) und Mormyrops zanclirostris (5).

Mormyrops deliciosus

Abb. 45 zeigt die Kopfepidermis eines Tieres mit 87 mm Standardlänge. Obwohl sie nicht ganz erhalten war, konnten die Neuromastenlinien identifiziert und im wesentlichen ausgezählt werden (Tab.12).
M. deliciosus hat in der Rostral-Kommissur 5 - 7 freie Neu-

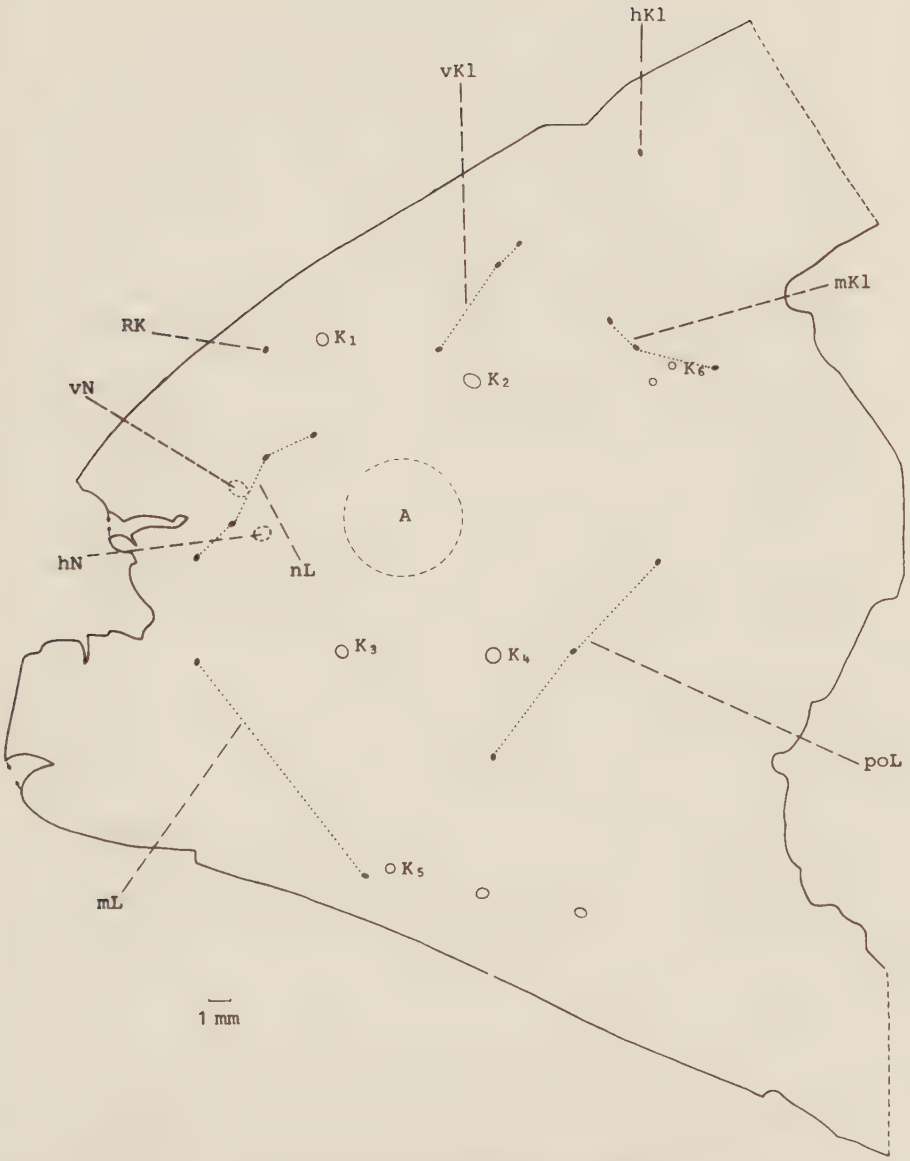


Abb. 44 *Marcusenius senegalensis gracilis*

romasten. Die nasale Linie enthält 10 - 12 freie Neuromasten, wobei sich jeweils 4 dorsal über den beiden Nasenöffnungen befinden; bei den meisten anderen untersuchten Mormyridenarten treten an dieser Stelle nur 2 freie Neuromasten auf. Die vorderen Kopflinien bestehen aus 4 - 5 freien Neuromasten, in Abb. 45 sind rechts nur 2 davon zu sehen. Die mittleren Kopflinien enthalten 5, die hinteren 1 freie Neuromasten (Tab. 12) . In einem Fall (77 mm) wurden in der hinteren Kopflinie Zwillingsorgane beobachtet.
Die praeopercularen Linien sind mit 6 - 7 freien Neuromasten ausgestattet, die mandibularen Linien mit 9 - 12.
Auch in der Submandibular-Kommissur schwankt die Anzahl der freien Neuromasten zwischen 4 und 5 (Tab.12).
Insgesamt hat M. deliciosus am Kopf 92 - 106 freie Neuromasten (Schätzwerte eingeschlossen). Die mittlere Gesamtzahl beträgt 98 und ist mit Abstand der höchste bei Mormyriden gefundene Wert (Tab. 13).

Wie bei allen bisher untersuchten Mormyriden finden sich auch am Kopf von M. deliciosus die 6 großen Knollenorgane. Bezüglich der Lage der Knollenorgane K_1 - K_4 relativ zum Auge ergibt sich folgendes Bild:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge im Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ tangiert das Auge und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich ventrocaudal am Augenrand.
Im Gegensatz zu allen anderen bisher untersuchten Arten tangiert bei M. deliciosus auch die Linie $K_1 \cdots K_2$ das Auge.

Mormyrops zanclirostris

In der Gattung Mormyrops fallen Mormyrops boulengeri und Mormyrops zanclirostris durch ihre extrem lange Schnauze auf. Sie werden deshalb auch in der eigenen Untergattung Oxymormyrus zusammengefaßt . Die Schnauze entwickelt sich aber erst in einer späteren Phase des Wachstums (ab ca. 50 - 60 mm SL

Abb. 45 *Mormyrops deliciosus*

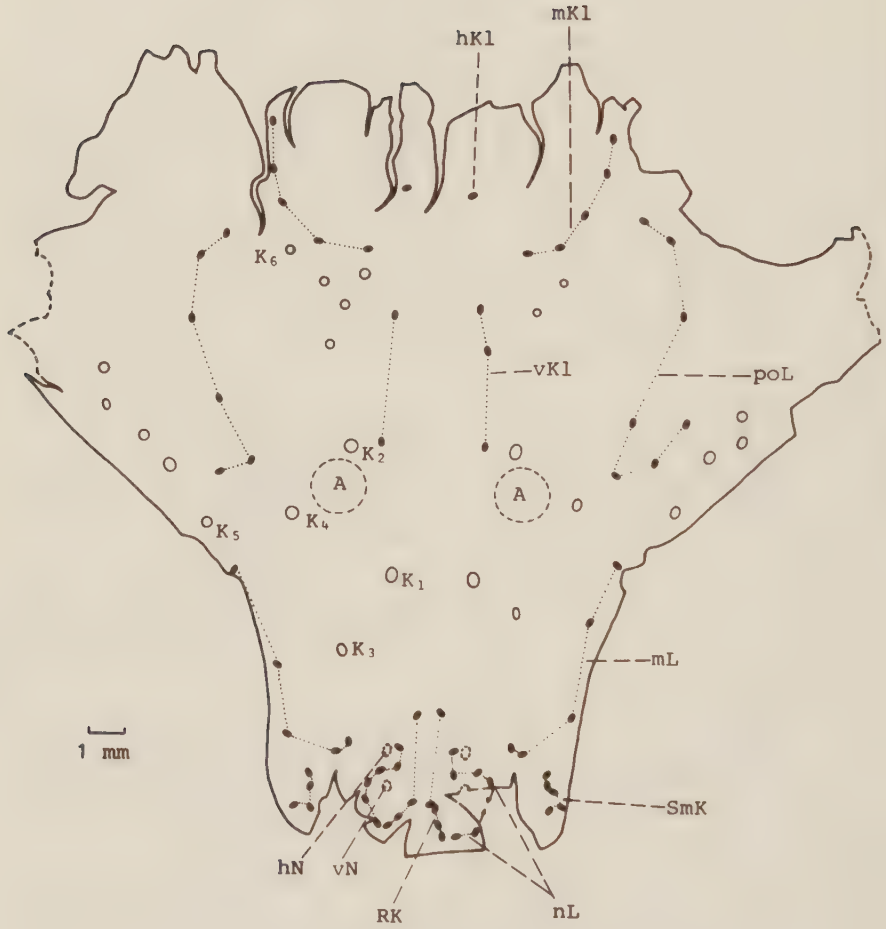


Abb. 46 *Mormyrops zanclirostris (85mm)*

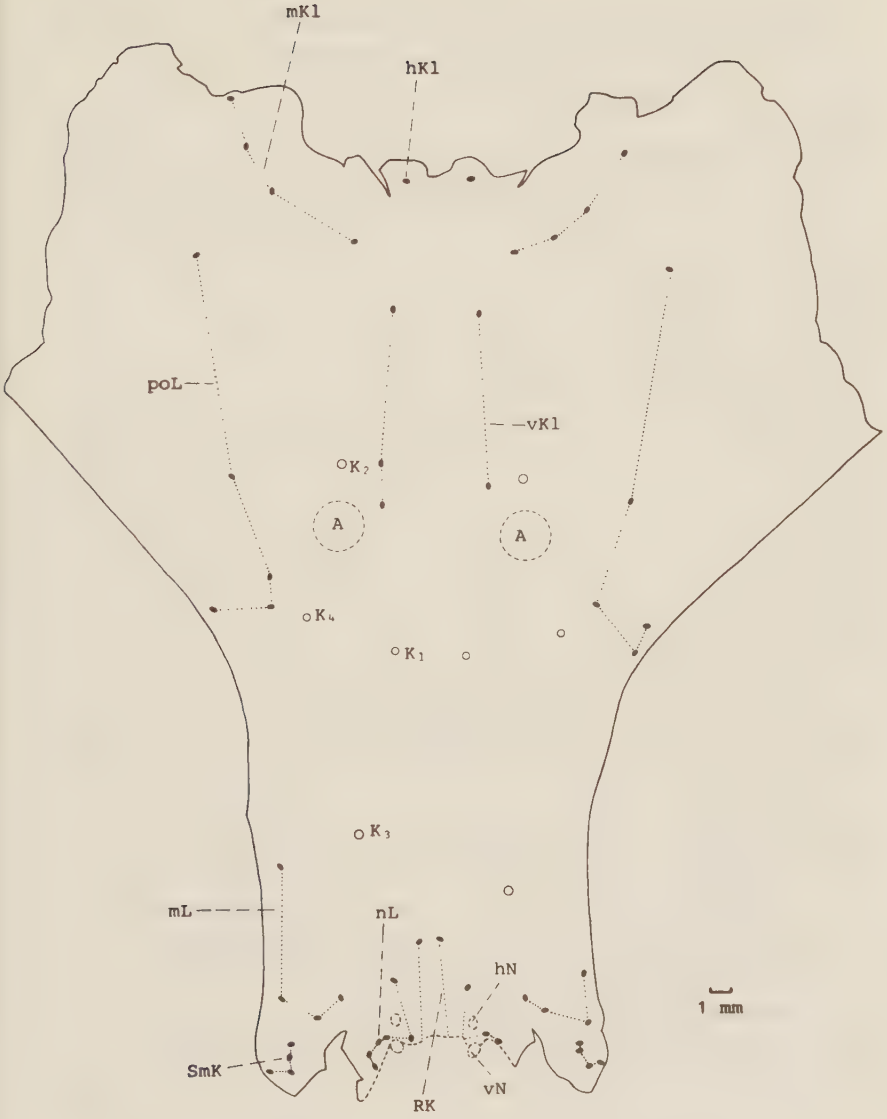


Abb. 47 *Mormyrops zanclirostris (208mm)*

bei M. zanclirostris, GROSSMANN, 1983) in einer Zone zwischen den hinteren Nasenöffnungen und den Augen. Die Abb. 46 u. 47 zeigen deshalb zwei verschiedene Alters- bzw. Längenwachstumsstufen von M. zanclirostris (85 mm in Abb. 46 u. 208 mm in Abb. 47).
Die Rostral-Kommissur besteht hier aus 4 freien Neuromasten, die nasale Linie aus 6 - 7 (Abb. 46, 47 und Tab.12).
Die Kopflinien enthalten 2 - 3 (vordere), 3 - 5 (mittlere) sowie 1 (hintere) freie Neuromasten.
In der praeopercularen Linie finden sich 5 - 7 freie Neuromasten, in der mandibularen Linie 4 - 6.
Schließlich wird noch die Submandibular-Kommissur von 4 oder 5 freien Neuromasten gebildet.
Die Gesamtzahl der freien Neuromasten am Kopf von M. zanclirostris schwankt zwischen 60 und 70 (Schätzwerte eingeschlossen); im Mittel sind es 64 freie Neuromasten (Tab. 12 u. 13).

Die großen Knollenorgane sind auch am Kopf von M. zanclirostris vorhanden. Allerdings gibt es bezüglich der Lage von K_1 - K_4 relativ zum Auge bemerkenswerte Veränderungen durch das Schnauzenwachstum.
Vergleicht man die Tiere mit 85 und 208 mm SL, so behalten K_1 und K_2 ihre Lage dorsorostral bzw. caudal des Auges im wesentlichen bei. K_3 und K_4 dagegen wandern ein beachtliches Stück in Richtung Schnauzenspitze, wobei K_3 die größere Strecke zurücklegt (Abb. 46 u. 47). Dadurch verändert sich auch die Lage der 4 Knollenorgane zueinander im Vergleich zu den übrigen untersuchten Mormyridenarten. Während sonst K_1 das am weitesten rostral und K_4 das am weitesten caudal gelegene Knollenorgan sind, liegen bei M. zanclirostris K_3 an vorderster und K_2 an hinterster Stelle, unabhängig von der Körperlänge der Tiere (Abb. 46 u. 47).
Nachfolgend die Lage der Linien zwischen K_1 - K_4 in Bezug auf das Auge:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht (liegt abhängig von der Körperlänge in unterschiedlichem Winkel zum Auge),
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Lagewinkel ebenfalls von der Körperlänge abhängig),

$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge schwach oder tangiert es (85 mm SL) bzw. schneidet es deutlich (208 mm SL)(Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich in jedem Fall rostral außerhalb des Auges, wobei der Schnittpunkt sich mit zunehmender Körperlänge vom Auge entfernt.
Parallel zu M. deliciosus schneidet die Linie $K_1 \cdots K_2$ hier das Auge sogar deutlich.

10. Gattung Mormyrus

Aus dieser Gattung, die 20 Spezies umfaßt, konnte nur eine Art, Mormyrus macrophthalmus mit 3 Exemplaren in die Untersuchung einbezogen werden.

Mormyrus macrophthalmus

Bei allen 3 untersuchten Individuen weist die Rostral-Kommissur 3 freie Neuromasten auf. Die nasale Linie enthält 6 freie Neuromasten, wobei jeweils 3 oberhalb der Nasenöffnungen liegen (Abb. 48, vgl. auch Mormyrops deliciosus).
Die Kopflinien werden von 3 (vordere), 3 - 4 (mittlere) und 2 (hintere) freien Neuromasten gebildet. Letzteres stellt eine Besonderheit im Vergleich mit den anderen Mormyridenarten dar (Tab. 12).
In der praeopercularen Linie finden sich 3 freie Neuromasten, in der mandibularen Linie 5 - 7.
Die Submandibular-Kommissur ist mit 3 freien Neuromasten vertreten (in Abb. 48 ist der 3. abgeschnitten).
Insgesamt hat M. macrophthalmus am Kopf 57 - 60 freie Neuromasten (Tab.) , im Mittel sind es 58 (Tab.13).

Auch bei dieser Art sind die 6 großen Knollenorgane am Kopf vorhanden. Die Lage von K_1 - K_4 relativ zum Auge ist folgende:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge schwach bis deutlich,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge im Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich nahe dem Mittelpunkt und

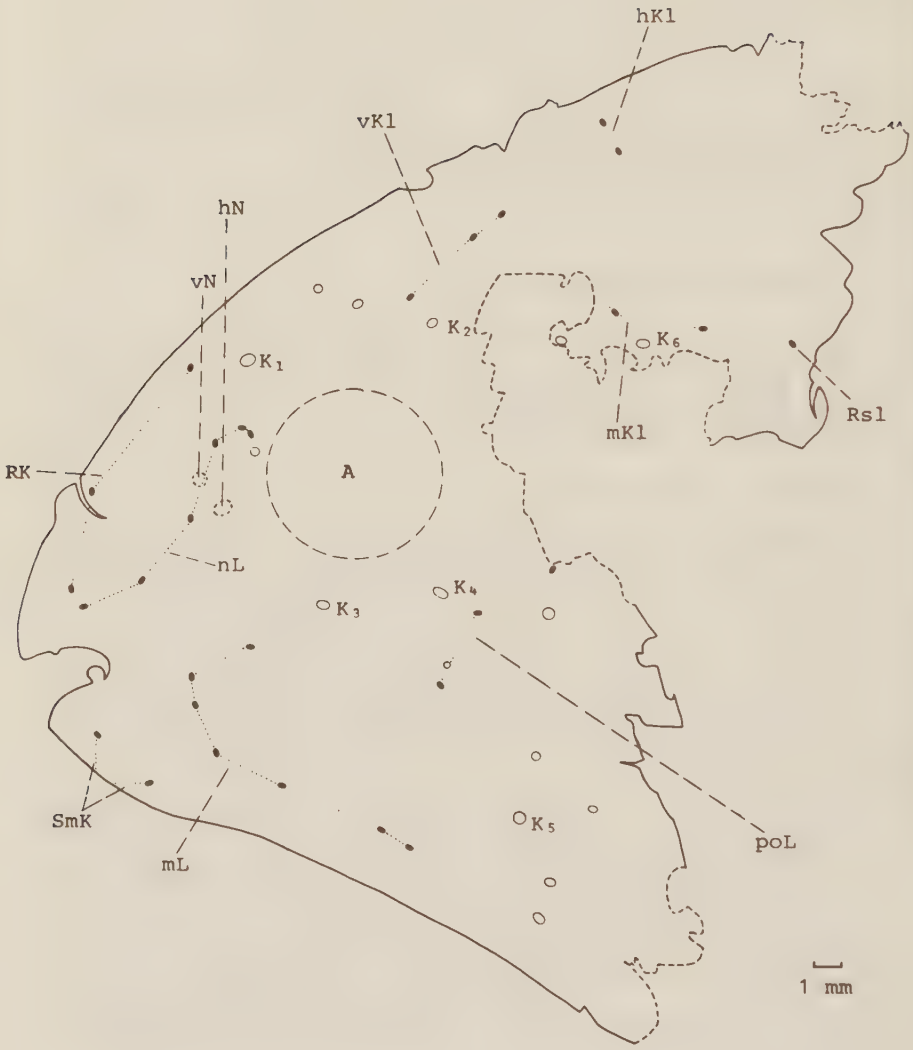


Abb. 48 *Mormyrus macrophthalmus*

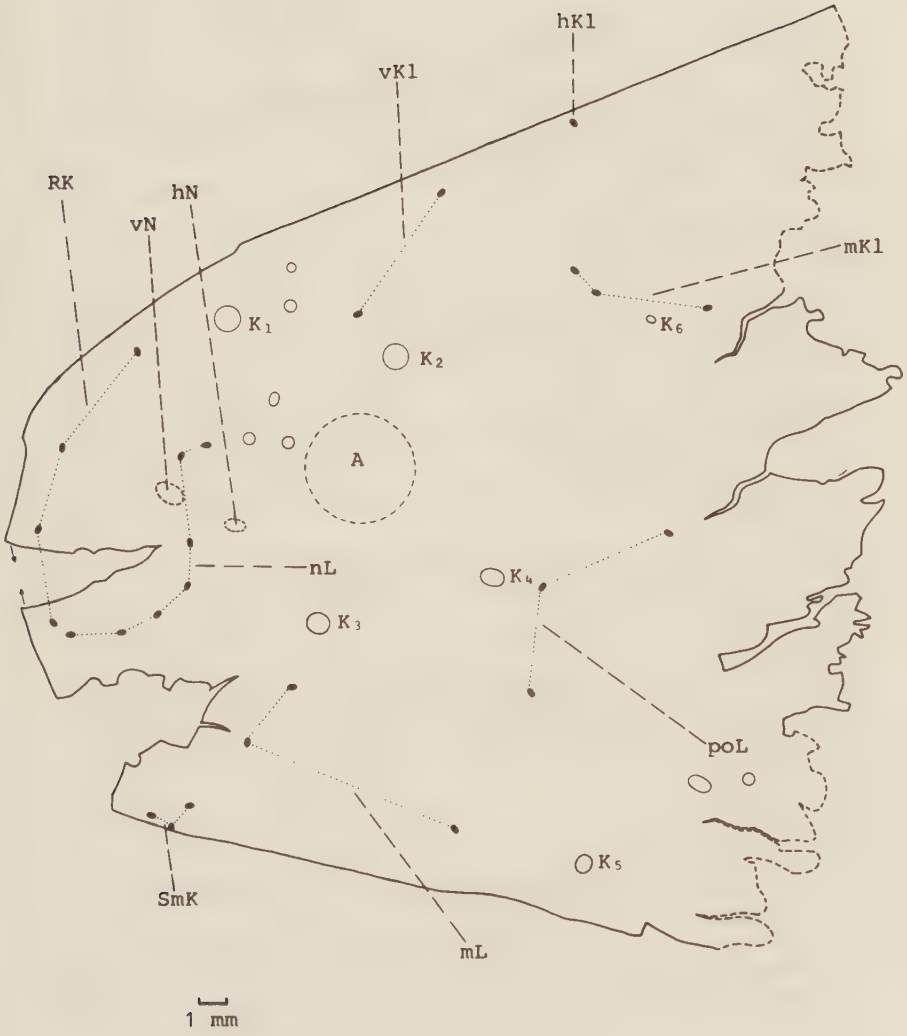


Abb. 49 *Paramormyrops gabonensis*

$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge schwach (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich im Auge leicht caudoventral vom Mittelpunkt.

11. Gattung Paramormyrops

Diese Gattung besteht aus nur 2 Arten, Paramormyrops jacksoni und Paramormyrops gabonensis. Von letztgenannter Art konnten 3 Exemplare untersucht werden.

Paramormyrops gabonensis

Hier besteht die Rostral-Kommissur aus 4 - 5, die nasale Linie aus 6 - 7 freien Neuromasten.
Die Kopflinien enthalten 2 (vordere), 3 (mittlere) und 1 (hintere) freie Neuromasten (Abb. 49 u. Tab.12).
In der praeopercularen Linie liegen 3, in der mandibularen Linie 5 freie Neuromasten.
Die Submandibular-Kommissur wird von 3 freien Neuromasten gebildet.
Die Gesamtzahl der freien Neuromasten am Kopf von P. gabonensis beträgt 55 - 57 (Tab. 12) , im Mittel 56 (Tab. 13).

Hinsichtlich der großen Knollenorgane zeigt diese Art bzw. Gattung nichts Neues. Lediglich die relative Größe der Elektrorezeptoren fällt ins Auge (vgl. Isichthys henryi). Die Position der Knollenorgane K_1 - K_4 in Bezug auf das Auge ist folgende:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge nicht,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge im Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge ebenfalls im Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ tangiert das Auge (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich genau im Mittelpunkt des Auges.

12. Gattung Petrocephalus

Mit 20 Spezies gehört diese Gattung zu den artenreichen der Familie Mormyridae. Nach TAVERNE (1972) wird sie als Unterfamilie Petrocephalinae den Mormyrinae, die alle übrigen Gattungen enthalten, gegenübergestellt. 4 Exemplare von Petrocephalus grandoculis konnten mit in die Untersuchung einbezogen werden.

Petrocephalus grandoculis

Die Rostral-Kommissur wird hier von 3, die nasale Linie von 5 freien Neuromasten gebildet (Abb. 50).
Die vordere Kopflinie besteht aus 2 freien Neuromasten, die mittlere aus 3 solchen Organen (Abb. 50 zeigt hier nur 1 Organ). Die hintere Kopflinie weist wie üblich einen freien Neuromasten auf (Tab. 12).
In der praeopercularen Linie finden sich 3, in der mandibularen Linie 4 freie Neuromasten.
Als Submandibular-Kommissur sind 3 freie Neuromasten vorhanden.
Insgesamt hat P. grandoculis am Kopf 47 - 49 freie Neuromasten (inclusive Schätzwerte)(Tab. 12), im Mittel sind es 48 (Tab. 13).

Die Knollenorgane sind bei Petrocephalus - zumindest bei mehreren Arten - teilweise in "Rosetten" angeordnet (HARDER, 1968a; QUINET, 1971). Insgesamt gibt es drei dieser Rosetten (Abb. 50), eine über dem Auge (AR), eine in der Nacken- (NR) und eine in der Kehlgegend (KR). Auch P. grandoculis besitzt diese Rosetten.

Von den großen Knollenorganen lassen sich nur K_2, K_3 und K_4 leicht auffinden, letztlich auch anhand der benachbarten freien Neuromasten. K_1, K_5 und K_6 bereiten Schwierigkeiten bei der Identifizierung, da sie am Rande der Augen-, Kehl- bzw. Nackenrosette gelegen sind. Bis auf K_1 unterscheiden sie sich größenmäßig nicht von den benachbarten Knollenorganen, deshalb wurde in Abb. 50 auf eine Kennzeichnung von K_5 und K_6 verzichtet.

Abb. 50 *Petrocephalus grandoculis*

Abb. 51 *Pollimyrus adspersus*

Die Lage von K_1 - K_4 relativ zum Auge ist folgende:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge im Mittelpunkt,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge ebenfalls im Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge schwach (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich genau im Augenmittelpunkt.

13. Gattung Pollimyrus

Die Gattung Pollimyrus gehört ebenfalls zu den artenreichen der Familie Mormyridae; sie umfaßt 19 Arten. Zwei davon, Pollimyrus adspersus (1) und Pollimyrus marchei (3), konnten untersucht werden.

Pollimyrus adspersus

P. adspersus zeigt in der Rostral-Kommissur nur 1 freien Neuromasten, in der nasalen Linie 5 (Abb. 51 u. Tab. 12). Die Kopflinien enthalten 2 (vordere), 3 (mittlere) und 1 (hintere) freie Neuromasten, wobei die hintere Kopflinie sich relativ weit caudal befindet (Abb. 51).
Die praeoperculare Linie weist 4, die mandibulare Linie auch 4 freie Neuromasten auf.
Eine Submandibular-Kommissur fehlt.
Insgesamt hat das untersuchte Exemplar 39 freie Neuromasten am Kopf (Tab.12) , was einer vermutlichen Normalzahl bzw. einem Mittel von 40 entspricht (Tab. 13).

P. adspersus hat auch alle großen Knollenorgane. K_1 - K_4 liegen wie folgt um das Auge:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich,
$K_1 \cdots K_4$ tangiert das Auge,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich dorsocaudal am Augenrand.

Pollimyrus marchei

Hier enthält die Rostral-Kommissur 3, die nasale Linie 5 freie Neuromasten (Tab.12).
Die Kopflinien sind bei P. marchei mit 2 (vordere), 3 (mittlere) und 1 (hintere) freien Neuromasten vertreten.
In der praeopercularen Linie finden sich 3, in der mandibularen Linie 4 freie Neuromasten.
Eine Submandibular-Kommissur ist wie bei P. adspersus nicht vorhanden (Tab.12).
Insgesamt hat P. marchei zwischen 38 und 42 freie Neuromasten am Kopf (Schätzwerte eingeschlossen)(Tab. 12). Dies ergibt einen Mittelwert von 40 wie bei P. adspersus (Tab.13).

Die 6 großen Knollenorgane sind auch bei dieser Art anzutreffen. Die Lage von K_1 - K_4 in Bezug auf das Auge ist folgende:

$K_1 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich,
$K_1 \cdots K_4$ schneidet das Auge ebenfalls deutlich,
$K_2 \cdots K_3$ schneidet das Auge deutlich nahe dem Mittelpunkt und
$K_2 \cdots K_4$ schneidet das Auge nicht (Tab. 14).

Die Linien $K_1 \cdots K_4$ und $K_2 \cdots K_3$ schneiden sich im Auge etwas caudal vom Mittelpunkt.

14. Gattung Stomatorhinus

Die Gattung Stomatorhinus besteht aus 12 Arten. Hier konnte nur 1 Spezies, Stomatorhinus fuliginosus untersucht werden, allerdings 30 Exemplare.

Stomatorhinus fuliginosus

Die Verteilung der freien Neuromasten am Kopf dieser Art bzw. Gattung wurde bereits ausführlich in Teil II, 1. behandelt (Abb. 3 u. Tab. 1 u. 13).
Die Lage der großen Knollenorgane ist ebenfalls in Abb. 3 dargestellt und im speziellen in Teil II, 2. besprochen worden (Tab. 14).

Artname	SL (mm)	Rostral-Kommissur		nasale Linie		praeopercu-lare Linie	
		l	r	l	r	l	r
Boulengeromyrus knoepffleri	180	1	1	4	3	3	2(3)
Brienomyrus curvifrons	104	3	3	5	5	3	3
" " " "	112	3	3	5	5	3	1(3)
Brienomyrus niger	106	3	3	5	4(5)	3	3
Gnathonemus brevicaudatus	64	3	3	5	5	3	3
Gnathonemus petersii	78	2(3)	3	5	4(5)	3	4
" " " "	96	3	3	5	5	2(3)	3
" " " "	105	3	2	5	4	4	3
Hippopotamyrus ansorgii	76	3	3	5	5	3	3
" " " "	77	3	3	5	5	3	3
" " " "	78	3	3	5	5	3	3
Hippopotamyrus batesii	73	3	3	5	5	2	2
" " " "	81	3	3	4	5	3	4
" " " "	92	3	3	5	6	3	3
Hyperopisus bebe	284	1(3)	-	2(5)	-	5	-
" " "	285	2(3)	3	5	5	5	2(5)
Isichthys henryi	109	5	3(4)	6	5(6)	3	3
" " "	119	2(4)	1(4)	5(6)	5(6)	3	3
" " "	208	4	5	6	6	3	3
" " "	210	-	4	-	6	-	3
" " "	216	4	4	6	6	3	3
Ivindomyrus opdenboschi	162	3	3	5	5	3	1(3)
Marcusenius conicephalus	193	3	2	5	4	3	2(3)
Marcusenius paucisquamatus	46 - 91 mm, s. Tab. 2, Teil II						

mandibulare Linie		Submandibular-Komm.		vordere Kopflinie		mittlere Kopflinie		hintere Kopflinie		Neurom.-Ges.-Zahl
l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	
4	4	-	-	2	2	3	2	1	1	33 (36)
4	4	3	3	2	1(2)	3	3	1	1	47 (48)
4	4	3	3	2	1(2)	3	3	1	0(1)	44 (48)
4	4	1(2)	2	2	2	3	3	1	1	44 (46)
2	2	1	1	2	2	3	3	1	1	40 (--)
2	2	1	1	2	2	3	3	1	1	39 (41)
2	2	2	2	2	2	2(3)	3	1	1	40 (42)
2	2	3	3	2	2	3	3	1	1	43 (--)
4	4	3	3	2	1	3	2	1	1	46 (--)
4	4	3	3	2	2	3	3	0(1)	1	47 (48)
4	4	3	3	2	2	3	3	1	1	48 (--)
4	4	3	3	2	2	3	2	1	1	45 (--)
4	4	3	3	2	2	4	2	1	1	48 (--)
4	4	3	3	1	2	3	3	1	1	48 (--)
2(5)	-	0(2)	-	2	-	3	-	1	-	16 (52)
5	3(5)	2	2	2	1(2)	3	3	1	1	45 (52)
6	6	2(4)	1(4)	2	2	3	3	1	1	52 (59)
7	6	3	4	2	2	3	2	1	1	50 (57)
5	8	4	4	2	2	3	3	1	1	60 (--)
-	5(6)	-	0(4)	-	1(2)	-	3	-	1	23 (58)
7	8	4	4	2	2	3	3	1	1	61 (--)
3	3	3	3	2	2	2	3	0(1)	1	42 (45)
3	3	3	3	2	2	5	5	0(1)	1	46 (48)
- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- - - -

Artname	SL (mm)	Rostral-Kommissur		nasale Linie		praeoperculare Linie	
		l	r	l	r	l	r
Marcusenius rheni	135	1	1	4	4	2	3
" " "	150	1	1	4	4	3	2
Marcusenius senegalensis gracilis	220	1(2)	2	4	4	3	3
Mormyrops deliciosus	30	5	5	11*	11*	4(7)	5(7)
" " " "	31	6	7	11*	11*	7	7
" " " "	77	5	5	11*	12*	6	7
" " " "	87	5	6	10*	10*	6	4(6)
" " " "	105	6	6	11*	10*	7	6
Mormyrops zanclirostris	70	4	3	6	6	5	4
" " " "	85	5	4	6	6	7	6
" " " "	110	4	1(4)	7	7	6	5
" " " "	186	4	4	6	6	6	5
" " " "	208	1(4)	1(4)	4(6)	6	5	5
Mormyrus macrophthalmus	142	3	3	6**	6**	3	3
" " " "	182	3	3	6**	6**	3	1(3)
" " " "	203	4	3	5**	5**	3	3
Paramormyrops gabonensis	116	4	3	7	7	3	3
" " " "	135	4	5	7	6	3	3
" " " "	147	4	5	7	6	2(3)	3
Petrocephalus grandoculis	68	3	3	5	5	3	3
" " " "	70	3	1(3)	5	3(5)	2(3)	3
" " " "	72	4	3	5	5	2(3)	2(3)
" " " "	77	3	2	5	5	3	1(3)
Pollimyrus adspersus	78	1	1	6	5	4	4

mandibulare Linie		Submandibular-Komm.		vordere Kopflinie		mittlere Kopflinie		hintere Kopflinie		Neurom.-Ges.-Zahl
l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	
3	2	-	-	2	2	3	3	1	1	32 (--)
3	3	-	-	3	2	3	2	1	1	33 (--)
2	2	-	-	3	2	3	3	1	1	34 (35)
9	9	5	5	4	5	5	5	1	1	90 (95)
11	12	6	5	5	5	5	6	1	1	106 (--)
10	10	4	5	4	4	5	5	2^+	2^+	97 (--)
10	11	4	4	4	2(4)	0(5)	0(5)	0(1)	0(1)	76 (92)
9	9	5	5	4	5	5	5	1	1	96 (--)
4	4	4	0(4)	2	2	5	2(5)	1	1	53 (60)
5	5	5	4	3	2	5	5	1	1	70 (--)
4	3	4	5	2	3	4	5	1	0	61 (65)
4	4	3	3	3	3	5	3	1	1	61 (--)
4	4	4	4	2	3	4	4	1	1	53 (61)
7	6	3	3	3	3	3	4	2	1(2)	59 (60)
6	6	3	3	3	3	3	2	2	2	55 (57)
6	5	3	3	3	3	4	4	2	2	58 (--)
5	5	3	3	2	2	3	3	1	1	55 (--)
6	5	3	3	2	2	3	3	1	1	57 (--)
4	5	3	3	2	2	3	3	1	1	54 (55)
4	4	3	3	2	2	2(3)	3	0(1)	0(1)	45 (48)
4	3	3	3	3	2	3	3	1	1	43 (48)
4	4	3	3	2	2	0(3)	1(3)	1	1	42 (49)
4	4	3	3	2	1(2)	2(3)	0(3)	1	1	40 (47)
4	4	-	-	2	2	3	3	1	1	41 (--)

Artname	SL (mm)	Rostral-Kommissur		nasale Linie		praeopercu-lare linie	
		l	r	l	r	l	r
Pollimyrus marchei	80	3	3	5	5	2(3)	2(3)
" " " "	83	3	3	4	5	1(3)	1(3)
" " " "	91	3	3	5	5	3	3
Stomatorhinus fuliginosus	13 - 55 mm, s. Tab. 1, Teil II -					-	-

Tab. 12: Anzahl der freien Seitenlinienorgane der einzelnen Neuromastenlinien am Kopf verschiedener Mormyridenarten bzw. -gattungen. Die Zahlen in Klammern beruhen auf Schätzungen, wenn aufgrund von Verletzungen eine exakte Zählung nicht möglich war. Als Grundlage für eine Schätzung diente die unverletzte Seite (symmetrische Lage der Organe!) oder die am häufigsten vorkommende Zahl für die betreffende Linie.

*), 4 davon dorsal der Nasenöffnungen

**), 3 davon dorsal der Nasenöffnungen

+), Zwillingsorgane

15. Zusammenfassung des Vergleichs

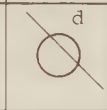
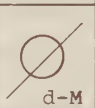
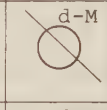
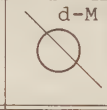
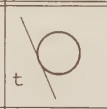
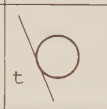
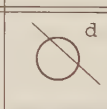
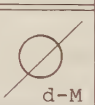
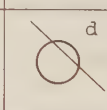
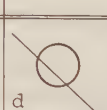
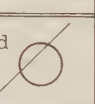
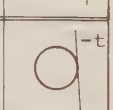
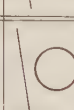
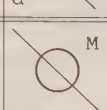
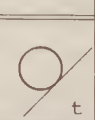
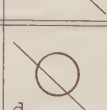
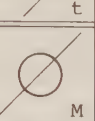
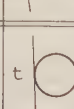
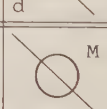
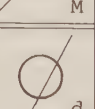
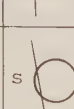
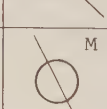
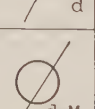
Freie Neuromasten

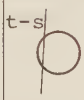
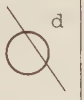
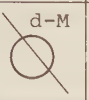
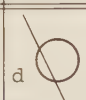
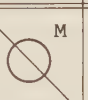
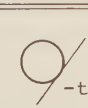
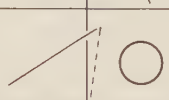
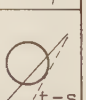
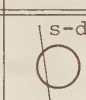
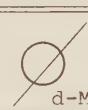
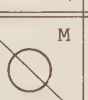
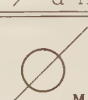
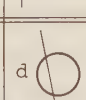
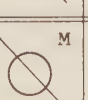
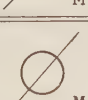
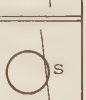
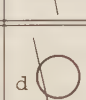
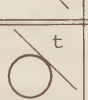
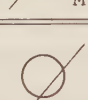
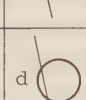
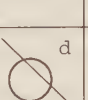
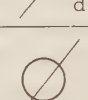
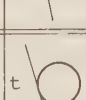
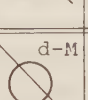
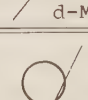
Alle untersuchten Mormyriden-Gattungen bzw. -Arten zeigen das gleiche grundsätzliche Verteilungsmuster bezüglich der freien Neuromasten. Dabei sind mit Ausnahme der Submandibular-Kommissur immer alle Neuromastenlinien vorhanden, wenn auch mit unterschiedlicher Neuromastenzahl (Tab. 12) . Die Submandibular-Kommissur fehlt bei den Gattungen Boulengeromyrus und Pollimyrus sowie bei 3 der 4 untersuchten Marcusenius-Arten (ausgenommen M. conicephalus) (Tab. 2 u. 12).
Tab. 13 bietet eine Übersicht über die mittleren geschätzten Gesamtzahlen der freien Neuromasten am Kopf der untersuchten Arten. Die Werte reichen von 34 bei Marcusenius rheni und Marcusenius senegalensis gracilis bis 98 im Falle von Mormyrops deliciosus . Nach diesen Gesamtzahlen lassen sich die

mandibulare Linie		Submandibular-Komm.		vordere Kopflinie		mittlere Kopflinie		hintere Kopflinie		Neurom.-Ges.-Zahl
l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	
4	3(4)	-	-	2	2	3	3	1	1	39 (42)
4	4	-	-	2	2	1	2	1	1	34 (38)
4	4	-	-	2	2	2	2	1	1	38 (--)
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-- --

Artname	N	Artname	N
Boulengeromyrus knoepffleri	36	Marcusenius paucisquamatus	42
Brienomyrus curvifrons	48	" " rheni	34
" " niger	46	" " seneg. gracilis	34
Gnathonemus brevicaudatus	40	Mormyrops deliciosus	98
" " petersii	42	" " zanclirostris	64
Hippopotamyrus ansorgii	48	Mormyrus macrophthalmus	58
" " batesii	48	Paramormyrops gabonensis	56
Hyperopisus bebe	52	Petrocephalus grandoculis	48
Isichthys henryi	50	Pollimyrus adspersus	42
Ivindomyrus opdenboschi	46	" " marchei	40
Marcusenius conicephalus	48	Stomatorhinus fuliginosus	78

Tab. 13: Geschätzte mittlere Gesamtzahlen der freien Neuromasten am Kopf der verschiedenen untersuchten Mormyridenarten. Es handelt sich dabei um die auf- bzw. abgerundeten Mittelwerte der Gesamtzahlen aus Tab. 12.

Artname	$K_1 \cdots K_3$	$K_1 \cdots K_4$	$K_2 \cdots K_3$	$K_2 \cdots K_4$
Boulengeromyrus knoepffleri				
Brienomyrus curvifrons				
Brienomyrus niger				
Gnathonemus brevicaudatus				
Gnathonemus petersii				
Hippopotamyrus ansorgii				
Hippopotamyrus batesii				
Hyperopisus bebe				
Isichthys henryi				
Ivindomyrus opdenboschi				
Marcusenius conicephalus				
Marcusenius paucisquamatus				

Artname	$K_1 \cdots K_3$	$K_1 \cdots K_4$	$K_2 \cdots K_3$	$K_2 \cdots K_4$
Marcusenius rheni				
Marcusenius senegalensis gracilis				
Mormyrops deliciosus				
Mormyrops zanclirostris				
Mormyrus macrophthalmus				
Paramormyrops gabonensis				
Petrocephalus grandoculis				
Pollimyrus adspersus				
Pollimyrus marchei				
Stomatorhinus fuliginosus				

Tab. 14: Die Lage der Knollenorgane 1 - 4 relativ zum Auge bei verschiedenen Mormyridenarten (vgl. Kap. 2, Teil II, Abb. 19)
M, Linie schneidet das Auge im Mittelpunkt; d-M, Linie schneidet das Auge deutlich nahe dem Mittelpunkt; d, Linie schneidet das Auge deutlich; s, Linie schneidet das Auge schwach; t-s, Linie tangiert das Auge bzw. schneidet es schwach; -t, Linie schneidet das Auge nicht oder tangiert es nur.

untersuchten Gattungen der Mormyridae in vier Gruppen einteilen. Hierbei ist zu bemerken, daß die beiden untersuchten Arten der Gattung Mormyrops extrem unterschiedlich bezüglich der Neuromastengesamtzahl sind, was mit der ohnehin bestehenden Unterteilung in zwei Untergattungen in Einklang steht:

Gruppe I (31 - 50 freie Neuromasten): Boulengeromyrus, Brienomyrus, Gnathonemus, Hippopotamyrus, Ivindomyrus, Marcusenius, Petrocephalus, Pollimyrus.

Gruppe II (51 - 70 freie Neuromasten): Hyperopisus, Isichthys, Mormyrops (Oxymormyrus) (zanclirostris), Mormyrus, Paramormyrops.

Gruppe III (71 - 90 freie Neuromasten): Stomatorhinus

Gruppe IV (über 90 freie Neuromasten): Mormyrops (Mormyrops) (deliciosus)

Große Knollenorgane

Nach ihrer Lage sind die 6 auffallend großen Knollenorgane als bei allen Mormyriden homolog anzusehen. Da die untersuchten Exemplare als zufällig aus dem Gesamtbestand der jeweiligen Art herausgegriffen gelten können, dürfte diese Verallgemeinerung erlaubt sein.
Lediglich die Lage von K_1 - K_4 relativ zum Auge variiert im Zusammenhang mit den unterschiedlichen Kopfformen. Auffallende Veränderungen im Vergleich zwischen kleinen und großen Exemplaren derselben Art zeigt dabei Mormyrops zanclirostris (Tab. 14). Aus der anderen Gattung mit extremen Kopfformen, Campylomormyrus, stand leider kein Material zur Verfügung.

D DISKUSSION

Zur Anatomie des Kanalsystems der Kopfseitenlinie

Die Untersuchung der Kopfseitenlinienkanäle hat ergeben, daß die mehrfach vermuteten mechanischen Seitenlinienorgane tatsächlich existieren. Bezüglich der Topografie gleicht das System der Kopfseitenlinienkanäle der Mormyridae dem für Knochenfische typischen Grundmuster, zeigt aber, wie bei allen anderen Fischfamilien, eigentümliche Abwandlungen.
Das übereinstimmende Fehlen jeglicher Öffnung im Kanalsystem nach außen unterstreicht die enge verwandtschaftliche Beziehung der Mormyridae einerseits zu Gymnarchus niloticus (ALLIS, 1904; PEHRSON, 1945) und zu den Notopteridae andererseits (OMARKHAN, 1949; KAPOOR, 1964; GREENWOOD et al., 1966; GREENWOOD, 1973). Eine weitere Gemeinsamkeit der drei Nachbarfamilien sind die blind endenden Seitenhautkanäle oder Kanalverlängerungen, die an die Stelle der Poren getreten sind. Bei den untersuchten Mormyriden und Gymnarchus niloticus sind sie bezüglich Verteilung und Bau zum großen Teil identisch (ALLIS, 1904; PEHRSON, 1945), während die Notopteridae eher Hautsäcke aufweisen (OMARKHAN, 1949; KAPOOR, 1964). Ein zusätzliches Indiz für die Verwandtschaft der drei Fischfamilien dürfte in diesem Zusammenhang auch die Ausbildung grosser Sinus an verschiedenen Stellen des Kopfkanalsystems sein. Sie treten außer bei den Mormyriformes besonders stark bei den Notopteridae auf. Eine entwicklungsgeschichtliche Parallele zwischen Notopteridae und Mormyridae könnte auch im Zusammenhang mit dem Verbindungskanälchen zwischen vorderem und hinterem Sinus des Supraorbitalkanals der Mormyridae bestehen. Die Abb. in den Arbeiten von TAVERNE (1968, 1969, 1971 u. 1972) zeigen bei den meisten dort untersuchten Mormyridenarten einen solchen feinen Verbindungskanal, der Autor hat sich aber nicht damit befaßt. Andererseits gibt es bei Notopterus chitala und Notopterus notopterus keine Ver-

bindung zwischen dem Supraorbitalkanal und dem postorbitalen Teil des Infraorbitalkanals (OMARKHAN, 1949; KAPOOR, 1964), obwohl beide Kanäle ein Stück weit parallel verlaufen. Sowohl bei den Mormyridae als auch bei den genannten Notopteridae liegt die Verbindung bzw. Trennung im Bereich der Frontales. Auffallend ist bei allen drei Familien auch das Fehlen jeder Querverbindung zwischen den Kanälen der linken und rechten Kopfhälfte (ALLIS, 1904; PEHRSON, 1945; OMARKHAN, 1949; KAPOOR, 1964).
Hinsichtlich der Anzahl der Kanalorgane weichen die Mormyridae nicht sehr von G. niloticus ab. Beide Familien weisen in ihren Kanälen eine relativ geringe Zahl von Sinnespolstern auf, die eine zum Teil außergewöhnliche Ausdehnung haben. Die Kanäle der Notopteridae enthalten einige Sinnespolster mehr, der Unterschied ist aber möglicherweise bedingt durch eine Verschmelzung ursprünglich mehrerer Kanalorgane während der Ontogenese bei den Mormyridae und Gymnarchus. Dies würde auch die ungewöhnliche Größe mancher Sinnespolster erklären. Ontogenetische Studien brächten hier sicher noch einige Aufschlüsse, leider waren aber Untersuchungen an larvalen Mormyriden bisher nicht möglich. Dies liegt nicht zuletzt daran, daß die Nachzucht dieser Tiere nur in wenigen Fällen gelang.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß sich die Kopfseitenlinienkanäle der Mormyridae, Gymnarchidae und Notopteridae in Bau und Verlauf stark ähneln und auf weiten Strecken sogar identisch sind.
Innerhalb der Familie Mormyridae können die hier gezeigten Ergebnisse wahrscheinlich auf alle Gattungen bzw. Arten übertragen werden. Allerdings kann das Kanalsystem der Kopfseitenlinie noch einige Modifikationen erfahren haben, denn es gibt in dieser Familie zahlreiche Arten, die extreme Kopfformen entwickelt haben (TAVERNE, 1968, 1969, 1971 u. 1972; POLL et al., 1982). Leider stand kein Material aus der Gattung Campylomormyrus zur Verfügung, bei der sehr lange und gebogene rostrale Kopfpartien ausgebildet sind.

Zur Innervation des Kanalsystems der Kopfseitenlinie

Hier zeigte sich:

1) Das Kanalsystem der mechanischen Kopfseitenlinie ist entgegen früherer Ansicht gut ausgebildet und dürfte auch funktionsfähig sein, wobei es sicherlich eine für diese Fischform typische Arbeitsweise hat.

2) Es gibt in der Peripherie zwischen diesem System und dem der Elektrorezeptoren keinerlei Vermischung bzw. Gemeinsamkeit bezüglich der Innervierung.

Beide Befunde sind neu. Darüberhinaus scheint es berechtigt anzunehmen, daß die Innervierung der Elektrorezeptoren als eigenständiger elektrosensorischer Nerv betrachtet werden muß, der den Lateralisnerven lateral aufgelagert ist. Zumindest sollte unterschieden werden zwischen Nervus lateralis prooticus bzw. metaoticus pars superficialis (elektrosensorisch) und pars profunda (mechanosensorisch). Die Existenz eines eigenen Ganglions des Ramus ophthalmicus profundus (WULLIMANN, 1981) unterstützt diese Ansicht. Sie deckt sich auch mit der Beobachtung, daß die Fasern der Nn. laterales aus der mechanischen Seitenlinie zwar gemeinsame primäre Eingänge mit den verschiedenen Komponenten des N. octavus aufweisen, aber nicht mit den elektrosensorischen Anteilen der Nn. laterales (MALER, 1973; MALER et al., 1973a + b; BELL & RUSSELL, 1978; BELL, 1981). Im Zusammenhang damit ist es denkbar, daß die Fasern für die Versorgung der Mandibular- und Praeopercular-Kanalorgane, die im R.mand.n.lat. proot. enthalten sind, ihre Neurone auch in besagtem Ganglion ophthalmicum liegen haben und zusammen mit den übrigen mechanosensorischen Anteilen des vorderen Lateralnerven ins Gehirn führen. Allerdings müßte zur Sicherung dieser Hypohtese auch ein eigenes Ganglion für die mechanosensorischen Fasern des hinteren Seitenliniennervs gefunden werden. Dazu haben MALER et al. (1973a) immerhin festgestellt, daß die lateralen Fasern des N.lat.metaot. in den Lobus posterior lineae lateralis (elektrosensorisch) führen, während die

medialen (profunden) Fasern in den vorderen Lobus linea lateralis (mechanosensorisch) ziehen. Dieser Befund zeigt recht deutlich, daß auch im Falle des hinteren Seitenliniennervs zwischen einer Pars superficialis und einer Pars profunda unterschieden werden muß.

Eine Möglichkeit zur Klärung entwicklungsgeschichtlicher Fragen bezüglich der Mechano- und Elektrorezeption bei den Mormyridae und Gymnarchus könnte im Studium der Neuroanatomie der Notopteridae liegen. Gemessen an der großen Ähnlichkeit ihres Kanalsystems der Seitenlinie mit dem der Mormyridae sollten hierbei einige Aufschlüsse erwartet werden können. Die Notopteridae gelten aus etlichen weiteren Gründen neben Gymnarchus als nächste Verwandte der Mormyridae (GREENWOOD et al., 1966; GREENWOOD, 1973).

Bezüglich der Innervation der Kanalorgane gibt es bei den Notopteridae bislang keine Untersuchungen über die Projektionen im Gehirn. Zwar hat OMARKHAN (1949) die nervöse Versorgung der Kanalorgane bei Notopterus chitala auf der Basis histologischer Schnittserien beschrieben, er konnte aber keine Vergleiche mit benachbarten Fischfamilien ziehen. So bezeichnet er die Versorgung der Kanalorgane im vorderen Kopfbereich, einschließlich der ersten beiden Sinnespolster im postorbitalen Teil des Infraorbitalkanals, als Lateralisanteil des N. facialis (VII). In der hinteren Kopfregion sind es seiner Ansicht nach Teile des N. glossopharyngeus (IX) und des N. vagus (X). MALER et al. (1973a + b) lassen andererseits keine Zweifel darüber aufkommen, daß im Falle der Mormyridae zwischen den Seitenliniennerven und dem VII. bzw. X. Hirnnerven anatomisch eine klare Trennung besteht (vgl. HARDER, 1975).

Zur Topografie der freien Neuromasten

In Teil II dieser Arbeit konnte unter anderem gezeigt werden, daß die Mormyridae am Kopf ein bilateralsymmetrisch verteiltes Systems von freien Neuromasten besitzen. Durch eine rein äußerliche Betrachtungsweise lassen sie sich kaum von den zahlreichen Elektrorezeptoren in der Haut unter-

scheiden. Erst mit der hier angewandten Methode nach HARDER (1968a) war es möglich, diese mechanosensorischen Hautsinnesorgane topografisch zu erfassen und darzustellen.
Der Vergleich zwischen Stomatorhinus fuliginosus und Marcusenius paucisquamatus läßt erkennen, daß der Verteilung der freien Neuromasten ein prinzipielles Muster zugrunde liegt, das sich in Neuromastenlinien darstellen läßt (vgl. Teil III). Dabei weisen die beiden untersuchten Arten wesentliche Unterschiede in der Anzahl der freien Neuromasten in den einzelnen Linien und somit in der Gesamtzahl auf. S. fuliginosus hat ca. doppelt so viele freie Neuromasten am Kopf wie M. paucisquamatus. Innerhalb der Art ist die Anzahl der freien Neuromasten in den einzelnen Linien jedoch bemerkenswert konstant. Kleinere Schwankungen hierbei und bezüglich der Gesamtzahl können einerseits auf Fehlentwicklungen während der Ontogenese des Seitenliniensystems beruhen, andererseits sind Verletzungen als Grund nicht auszuschließen. Bei einem S. fuliginosus (46 mm SL) wurden beispielsweise einige freie Neuromasten gefunden,die keinen Porus nach außen hatten und entweder verkümmert oder im (Neu-) Aufbau begriffen waren.
Wie beim Kanalsystem der Kopfseitenlinie ist auch bei den freien Neuromasten eine enge verwandtschaftliche Beziehung zwischen Mormyridae und Gymnarchus niloticus festzustellen, denn die Neuromastenlinien beider Familien zeigen eine weitgehende Übereinstimmung (PEHRSON, 1945). Lediglich die nasalen und Teile der mandibularen Linien weichen etwas voneinander ab. Während bei Gymnarchus die nasale Linie einen dorsalen Halbkreis um die beiden Nasenöffnungen beschreibt und dann in Richtung des Mundwinkels zieht, verläuft sie bei den untersuchten Mormyridae zwischen den Nasenlöchern hindurch in einem ventrad gekrümmten Bogen zum oberen medialen Rand der Mundöffnung. Im Falle der mandibularen Linien liegt der Unterschied im jeweiligen Anfangsteil. Bei Gymnarchus nimmt sie zunächst einen kurzen caudaden Verlauf, um dann in Richtung des Unterkiefers zu schwenken (PEHRSON, 1945). Die mandibulare Linie der untersuchten Mormyridae zeigt dagegen zuerst einen rostraden Verlauf und biegt dann in der Nähe des Mundwinkels ventrad ab.

Die Submandibular-Kommissur der Mormyridae entspricht der von PEHRSON (1945) beschriebenen "vorderen mandibularen Linie" bei Gymnarchus. Allerdings besitzt dieser eine längliche Schnauze ähnlich einem Entenschnabel und damit auch eine längere "vordere mandibulare Linie" bzw. Submandibular-Kommissur. Möglicherweise gibt es bei den Mormyridae infolge der verkürzten Schnauze eine Vermischung der freien Neuromasten dieser Kommissur mit denen aus dem caudalen Teil der nadibularen Linie. Da die Innervierung der freien Neuromasten in diesem Bereich sich nicht ausreichend verfolgen ließ, bleibt diese Frage vorerst ungeklärt.
Von den Notopteridae, neben Gymnarchus die nächstverwandte Familie der Mormyridae, gibt es leider keine topografische Beschreibung der freien Neuromasten am Kopf. OMARKHAN (1949) und KAPOOR (1963) berichten nur von einer aus freien Neuromasten bestehenden Supratemporal-Kommissur in Verbindung mit der Ontogenese der Supratemporalkanäle. Dabei wäre es interessant zu wissen, ob die Notopteridae ebenso wie die Mormyridae und Gymnarchus alle drei Kopflinien besitzen, was nach PEHRSON (1945) bei Knochenfischen äußerst selten ist.

Zur Verteilung der großen Knollenorgane und ihrer Lagebeziehung zu den freien Neuromasten

Die Verteilung der Elektrorezeptoren in der Haut der Mormyridae wurde von HARDER (1968a) und QUINET (1971) in umfangreichen Studien untersucht. Dabei zeigte sich, daß die Knollenorgane im Gegensatz zu den A- und B-Mormyromasten, die diffuser verteilt sind, deutlichere Muster erkennen lassen, was nicht zuletzt auf ihre unterschiedlichen Größenklassen zurückzuführen ist. Bezüglich der größeren Exemplare dieser Elektrorezeptoren stellte HARDER (1968a) bereits "eine gewisse Symmetrie, die es ermöglicht, bestimmte Organe aufzufinden" fest. In der vorliegenden Arbeit konnte nun gezeigt werden, daß der Lage der ganz großen Knollenorgane am Kopf der Mormyridae eine ähnlich strenge bilaterale Symmetrie zugrunde liegt wie den freien Neuromasten. Die beobachteten Elektrorezeptoren liegen zudem auf oder in nächster Nähe

von den Neuromastenlinien. Außerdem weisen sie innerhalb derselben Art bezüglich ihrer Lage eine hohe Konstanz auf. Der Vergleich zwischen S. fuliginosus und M. paucisquamatus zeigt, daß die großen Knollenorgane bei beiden Arten vorhanden sind. Einige große Knollenorgane, die das Auge umgeben, fielen auch BENNETT (1965) bei Gnathonemus petersii auf, er schenkte diesem Phänomen aber keine weitere Beachtung.
Bisher war es nicht möglich, die Ontogenese der beiden Sinnesorgansysteme, mechanische Seitenlinie und Elektrorezeptoren, zu untersuchen; dies bleibt weiterhin eine wichtige Aufgabe.

Zur Innervation der freien Neuromasten und der großen Knollenorgane

Wie an einem Beispiel gezeigt werden konnte, sind die freien Neuromasten bezüglich ihrer Nervenversorgung an das Kanalsystem der Seitenlinie angeschlossen. Allerdings ließ sich dies nicht bei allen freien Neuromasten ausreichend verfolgen.
Die großen Knollenorgane werden dagegen von Fasern der Partes superficiales Nn.lat.proot. versorgt.

Zum Vergleich der Topografie der freien Neuromasten bei verschiedenen Arten der Mormyridae

Die Verteilung der freien Neuromasten am Kopf der Mormyridae zeigt immer das gleiche Grundmuster, das sich unschwer von dem bei Gymnarchus niloticus (PEHRSON, 1945) ableiten läßt. Dies konnte bei 22 Arten aus 14 der 18 Mormyriden-Gattungen nachgewiesen werden (Abb. 19, 20 u. 35 - 51 sowie Tab. 1, 2 u. 12) und unterstreicht die enge Verwandtschaft zwischen den Mormyridae und Gymnarchidae. Die stärkste Ähnlichkeit zu Gymnarchus zeigt dabei die Gattung Mormyrops, und, soweit diese hier untersucht wurde, Mormyrops deliciosus. 3 Fakten unterstreichen dies:

1) M. deliciosus weist mit 98 freien Neuromasten am Kopf die mit Abstand höchste Gesamtzahl innerhalb der untersuchten

Mormyriden auf. Bei Gymnarchus ist diese Zahl mit 150 etwa doppelt so hoch (PEHRSON, 1945), wobei für die praeoperculare Linie und die Submandibular-Kommissur keine Angaben gemacht wurden.

2) M. deliciosus zeigt mit einer Kette von 4 freien Neuromasten zwischen bzw. über den beiden Nasenöffnungen noch die deutlichsten Rudimente des circumnasalen Anteils der nasalen Neuromastenlinie von G. niloticus. Bis auf Mormyrus macrophthalmus (3 Organe) haben die anderen untersuchten Mormyriden durchweg nur 2 freie Neuromasten an dieser Stelle.

3) Die praeoperculare Linie von M. deliciosus gibt ebenfalls am deutlichsten den Verlauf der entsprechenden Linie bei Gymnarchus wieder, in diesem Fall aber parallel zu Mormyrops zanclirostris.

Die Untersuchungen der freien Neuromasten haben weiterhin ergeben, daß die Anzahl der Neuromasten auf den einzelnen Linien von Art zu Art unterschiedlich sein kann (Tab. 12), und somit auch Unterschiede in der Gesamtzahl auftreten (Tab. 13). Ob es sich bei diesen Unterschieden um gattungs- oder artspezifische Erscheinungen handelt, kann allerdings anhand des untersuchten Materials nicht mit Sicherheit gesagt werden, denn aus zahlreichen Gattungen konnte nur jeweils 1 Art untersucht werden. Nur bei den 4 monospezifischen Gattungen, Boulengeromyrus, Hyperopisus, Isichthys und Ivindomyrus lassen sich eindeutig gattungsspezifische Unterschiede erkennen (Tab. 12), die sich auch in der Gesamtzahl als deutliche Differenzen niederschlagen (Tab. 13). Identische Verteilungsmuster innerhalb derselben Gattung zeigen aber auch die untersuchten Gnathonemus- und Hippopotamyrus-Arten. Demgegenüber weisen die beiden untersuchten Brienomyrus- bzw. Pollimyrus-Arten geringfügige Unterschiede auf, in der Gattung Marcusenius gibt es größere Differenzen, und in der Gattung Mormyrops sind Differenzen bei fast allen Neuromastenlinien anzutreffen und zum Teil sehr beachtlich. Im letzten Fall stehen die Abweichungen in Einklang mit der Einteilung in zwei Untergattungen.

Differenzen in der Neuromasten-Gesamtzahl (Tab. 13) können also auf viele oder sogar alle Neuromastenlinien verteilt oder auf nur eine bzw. wenige dieser Linien beschränkt sein. Aufgrund dieser sehr differenzierten Variabilität wäre es vorteilhaft, möglichst viel zusätzliches Datenmaterial über die quantitative Verteilung der freien Neuromasten bei Mormyriden zu sammeln, um zu klaren Aussagen über die Verwendbarkeit dieser Verteilung als Art- oder Gattungsmerkmal zu gelangen.

Zum Vergleich der Lage der großen Knollenorgane bei verschiedenen Arten der Mormyridae

Bei allen 22 untersuchten Mormyridenarten konnte das streng bilateralsymmetrische Vorkommen der 6 großen Knollenorgane beobachtet werden (Abb. 19, 20 u. 35 - 51), es gibt weder art- noch gattungsspezifische Variationen. Lediglich die Gattung Petrocephalus weist durch die Ausbildung von Knollenorgan-Rosetten (HARDER, 1968a; QUINET, 1971) eine Besonderheit auf. Möglicherweise gibt es zwischen diesen Rosetten und einigen großen Knollenorganen einen direkten Zusammenhang.
Gattungs- und in den meisten untersuchten Fällen artspezifische Unterschiede ergeben sich jedoch aus der relativen Lage von K_1 - K_4 zum Auge (Tab. 14). Dies dürfte in erster Linie auf unterschiedliche Kopfformen zurückzuführen sein, auch wenn diese nur geringfügig sind. Andererseits lassen sich Parallelen bezüglich der quantitativ unterschiedlichen Neuromastenverteilung erkennen. Beispielsweise sind die untersuchten Arten der Gattungen Gnathonemus und Hippopotamyrus auch hier identisch, während in den Gattungen Brienomyrus, Marcusenius und Pollimyrus artspezifische Unterschiede auftreten (Tab. 14). Extrem ist die Variabilität auch bezüglich der großen Elektrorezeptoren in der Gattung Mormyrops, die nicht ohne Grund in 2 Untergattungen aufgeteilt wird. Gemessen an der Artenvielfalt der Mormyridae sind allerdings auch hier noch zuwenig Daten vorhanden, um eindeutige und allgemeingültige Aussagen zu machen. Dennoch zeichnet sich auch bei den großen Knollenorganen die Möglichkeit ab, ihre Lage als Artmerkmal heranzuziehen.

E ZUSAMMENFASSUNG

Aus der Fischfamilie Mormyridae wurde bei Marcusenius pauci-squamatus und Stomatorhinus fuliginosus das Kanalsystem der Kopfseitenlinie untersucht:

1) Beide Arten weisen alle für Knochenfische typischen Seitenlinienkanäle am Kopf auf, die zwar tief gelegen, aber nur streckenweise ganz in Knochen eingeschlossen sind, und in denen sich zum Teil ungewöhnlich große Sinnespolster befinden.

2) Die Kanäle der linken und rechten Kopfhälfte haben keine Verbindung miteinander.

3) Es existiert keine Öffnung des Kanalsystems nach außen, dagegen zweigen unterschiedlich lange, blinde Seitenhautkanäle ins Corium ab. Hierin zeigen die untersuchten Mormyridae große Ähnlichkeit mit den Gymnarchidae (PEHRSON, 1945) und den Notopteridae (OMARKHAN, 1949).

4) Die Innervation der mechanischen Kopfseitenlinie ist deutlich getrennt von der der Elektrorezeptoren. Folglich sollte unterschieden werden zwischen einer Pars superficialis (Elektrorezeptoren) und einer Pars profunda (mechanische Seitenlinie) der Nn. laterales.

Bei 22 Arten aus 14 der 18 Gattungen der Familie Mormyridae wurden Topografie, Innervation und Wachstum der freien Neuromasten des Kopfes untersucht und dargestellt, ebenso einige auffallen große Knollenorgane (Elektrorezeptoren):

1) Die freien Neuromasten sind am Kopf aller untersuchten Arten nach dem gleichen Grundmuster in strenger bilateraler Symmetrie verteilt. Dabei gibt es zahlenmäßig sowohl art- als auch gattungsspezifische Unterschiede.
Die Ähnlichkeit des Verteilungsmusters mit dem von Gymnarchus niloticus (PEHRSON, 1945) ist auffallend, Mormyrops deliciosus stellt in dieser Hinsicht ein Bindeglied zwischen Mormyridae und Gymnarchidae dar.

2) Sechs auffallend große Knollenorgane kommen bilateralsymmetrisch am Kopf aller untersuchten Mormyridenarten streng ortstreu vor. Ihre Lage ist innerhalb einer Art konstant, variiert jedoch zwischen den Arten aufgrund der verschiedenen Kopfformen.

3) Die Innervation der freien Neuromasten ist der des Seitenlinienkanalsystems angeschlossen, die großen Knollenorgane werden von den Partes superficiales der Nn. laterales versorgt.

4) Die Größenzunahme sowohl der freien Neuromasten als auch der großen Knollenorgane ist abhängig vom Körperlängenwachstum der Tiere.

F LITERATUR

ALLIS, E.P.: The latero-sensory canals and related bones in fishes.
Int. Mon. Anat. Physiol. 21: 401 - 503, 1904

BELL, C.C.: Central distribution of octavolateral afferents and efferents in a teleost (Mormyridae).
J. Comp. Neurol. 195: 391 - 414, 1981

BELL, C.C. & RUSSELL, C.J.: Termination of electroreceptor and mechanical lateral line afferents in the mormyrid acousticolateral area.
J. Comp. Neurol. 182: 367 - 382, 1978

BENNETT, M.V.L.: Electroreceptors in Mormyrids.
Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30: 245 - 262, 1965

BERGEIJK, W.A. van & ALEXANDER, S.: Lateral line canal organs on the head of *Fundulus heteroclitus*.
J. Morph. 110: 333 - 346, 1962

CORDIER, R.: Sur les organes sensoriels cutanés du Mormyridé *Gnathonemus monteiri*.
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 68: 77 - 90, 1937

DAGET, J., GOSSE, J.P. & THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.G.: Checklist of Freshwater Fishes of Africa.
Paris - Louvain, 1984

DIJKGRAAF, S.: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen.
Z. vergl. Physiol. 20: 162 - 214, 1934

--- Bau und Funktion der Seitenorgane und des Ohrlabyrinths bei Fischen.
Experientia 8: 205 - 216, 1952

--- The functioning and significance of the lateral-line organs.
Biol. Rev. 38: 51 - 105, 1963

FESSARD, A. (Ed.): Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol III/3.
Springer-Verlag, Berlin, 1974

FLOCK, A.: Sensory transduction in hair cells. In: Handbook of Sensory Physiology , Vol I, W.R. Loewenstein ed., Berlin-Heidelberg-New York, Springer, 1971

FRANZ, V.: Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden.
Zool. Jb. Abt. Anat. 42: 91 - 148, 1920

GERARD, P.: Sur les appareils sensoriels de la peau de *Mormyrus caballus* Blgr.
Bull. Inst. Roy. Col. (Belge) 11: 212 - 226, 1940

GREENWOOD, P.H.: Interrelationships of the Osteoglossomorphs. Aus: Greenwood, P.H., Miles, R.S. & Patterson, C.: Interrelationships of fishes. Zool. J. Linn. Soc. 53, Suppl. 1: 307 - 330, 1973

GREENWOOD, P.H., ROSEN, D.E., WEITZMANN, S.H. 6 MYERS, G.S.: Phyletic studies of teleostean fishes. With a provisional classification of living forms. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 131: 343 - 455, 1966

GROSSMANN, T.: Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Apparates und des Geruchsorgans verschiedener Mormyridenarten (Osteoglossomorpha, Teleostei). Dipl.-Arbeit Nr. 808, Fak.f.Biol. Tübingen, 1983

HARDER, W.: Die Beziehungen zwischen Elektrorezeptoren, Elektrischem Organ, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces). Z. vergl. Physiol. 59: 272 - 318, 1968a

--- Zum Aufbau der epidermalen Sinnesorgane der Mormyridae (Mormyriformes, Teleostei). Z. Zellforsch. 89: 212 - 224, 1968b

--- Anatomy of fishes. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1975

JAKUBOWSKI, M.: Cutaneous sense organs of fishes II: The structure of lateral-line organs in the burbot (*Lota lota* L.) and pike (*Esox lucius* L.). Acta Biol. Cracov. Zool. 8: 87 - 99, 1965

KAPOOR, A.S.: Functional morphology of latero-sensory canals in the Notopteridae (Pisces). Acta Zool. Stockholm 45: 77 - 91, 1964

MALER, L.: The posterior lateral line lobe of a mormyrid fish: A Golgi-study. J. Comp. Neurol. 152(3): 281 - 298, 1973

MALER, L., KARTEN, H.J. & BENNETT, M.V.L.: The central connections of the posterior lateral line nerve of *Gnathonemus petersii*. J. Comp. Neurol. 151(1): 57 - 66, 1973a

--- The central connections of the anterior lateral line nerve of *Gnathonemus petersii*. J. Comp. Neurol. 151(1): 67 - 84, 1973b

OMARKHAN, M.: The lateral sensory canals of larval *Notopterus*. Proc. zool. Soc. London 118: 938 - 972, 1949

PEHRSON, T.: The system of pit organ lines in *Gymnarchus niloticus*. Acta Zool. 26: 1 - 8, 1945

POLL, M.: Etude du genre *Stomatorhinus*. Rev. Zool. Bot. Afr. 34: 38 - 45, 1945

POLL, M., GOSSE, J.-P., ORTS, S.: Le Genre *Campylomormyrus* Bleeker, 1874, Etude systématique et description d'une espèce nouvelle (Pisces, Mormyridae). Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. 9, VII: 1 - 34, 1982

QUINET, P.: Etude systématique des organes sensoriels de la peau des Mormyriformes. Belg. Ann. Sci. Zool. 190: 1 - 97, 1971

RIDEWOOD, W.G.: On the cranial osteology of the fishes of families Mormyridae, Notopteridae and Hyodontidae. J. Linn. Soc. Zool. 29: 188 - 201, 1904

ROTH, A. v SZABO, T.: The effect of sensory nerve transsection on the sensory cells and on the receptor potential of the tuberous (Knollen) organ in mormyrid fish, *Gnathonemus* spec.. Z. vergl. Physiol. 62: 395 - 410, 1969

SACHS, L.: Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. 6. Aufl., Springer Verlag, Berlin, 1984

SATO, M.: Studies on the pit-organs of fishes: I. Histological studies of the large pit-organs. Jap. J. Zool. 11: 433 - 452, 1955

SCHWARTZ, E.: Ferntastsinnesorgane von Oberflächenfischen. Z. Morph. Tiere 67: 40 - 57, 1970

--- Die Ortung von Wasserwellen durch Oberflächenfische. Z. vergl. Physiol. 74: 64 - 80, 1971

SHARMA, M.S.: The cephalic lateral-line system in *Notopterus chitala* (Ham.). Copeia (1964): 530 - 533, 1964

STENDELL, W.: Die Schnauzenorgane der Mormyriden. Z. Wiss. Zool. 115: 650 - 659, 1916

SZABO, T.: Les fosettes sensorielles ("pit-organs") du *Gymnarchus niloticus*. Arch. Anat. Micr. and Morph. Exp. 52: 507 - 510, 1963

--- Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae. J. Morph. 117: 229 - 250, 1965

SZABO, T., BAUER, R. & MOLLER, P.: Elektrische Sinneswahrnehmungen und Verhalten bei elektrischen Fischen. Naturwiss. 60: 10 - 18, 1973

TAVERNE, L.: Ostéologie du genre *Gnathonemus* Gill sensu stricto *Gnathonemus petersii* (Gthr.) et especès voisines (Pisces, Mormyriformes). Mus. Roy. Afr. Centr. Terv. Belg. Ann. Ser. IN-8° Sci. zool. 170, 1968

TAVERNE, L.: Etude ostéologique des genres *Boulengeromyrus* Taverne Gery, *Genyomyrus* Boulenger et *Petrocephalus* Marcusen (Pisces, Mormyriformes). Mus. Roy. Afr. Centr. Terv. Belg. Ann. Ser. IN-8° Sci. zool. 174, 1969

--- Ostéologie des genres *Marcusenius* Gill, *Hippopotamyrus* Pappenheim, *Cyphomyrus* Myers, *Pollimyrus* Taverne et *Brienomyrus* Taverne (Pisces, Mormyriformes). Mus. Roy. Afr. Centr. Terv. Belg. Ann. Ser. IN-8° Sci. zool. 188, 1971

--- Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopisus* Gill, *Isichthys* Gill, *Myomyrus* Boulenger, *Stomatorhinus* Boulenger et *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des poissons de l'ordre des Mormyriformes. Mus. Roy. Afr. Centr. Terv. Belg. Ann. Ser. IN-8° Sci. zool. 200, 1972

WERNER, F.: Wortelemente, lat.-griech. Fachausdrücke in den biologischen Wissenschaften. Verlag Suhrkamp Taschenbücher, 1972

WULLIMANN, M. & SENN, D.G.: Zur Morphologie der Lateralis-Innervation bei Mormyriden-Fischen (*Brienomyrus* spec. Taverne, 1971, Mormyridae, Teleostei). Verh. Naturf. Ges. Basel 92: 63 - 72, 1981

Neuromast·····Neuromast				Neuromast·····Neuromast				Kn.-Organ·····Kn.-Organ			
l	r	ΔE	Δ%	l	r	ΔE	Δ%	l	r	ΔE	Δ%
24	20	4	16,67	138	150	12	8,0	472	496	24	4,83
104	100	4	3,85	197	190	7	3,55	365	372	7	1,88
85	82	3	3,53	226	183	43	19,03	230	233	3	1,27
125	119	6	4,8	175	222	47	21,17	346	362	16	4,41
91	90	1	1,1	60	41	19	31,67	219	216	3	1,36
107	100	7	6,54	Kn.-Organ·····Kn.-Organ				296	293	3	1,01
141	132	9	6,38	137	126	11	8,03	135	148	13	8,78
115	123	8	6,5	338	346	8	2,3	Neuromast·····Kn.-Organ			
140	140	0	0,0	480	489	9	1,84	96	96	0	0,0
134	141	7	4,96	605	610	5	0,81	153	155	2	1,29
111	117	6	5,13	587	580	7	1,19	146	130	16	10,95
130	125	5	3,85	229	190	39	17,0	179	165	14	7,82
149	145	4	2,68	439	419	20	4,5	306	289	17	5,55
54	41	13	24,1	447	445	2	0,44	442	431	11	2,49
127	128	1	0,78	240	220	20	8,3	197	207	10	4,83
200	208	8	3,85	360	369	9	2,43	206	155	51	24,75
125	126	1	0,79	468	505	37	7,3	215	150	65	30,23
140	159	19	11,95	449	510	61	11,96	158	82	76	48,1
80	90	10	11,11	104	179	75	41,89	122	45	77	63,11
100	110	10	9,09	323	399	76	19.04	286	246	40	13,99
246	240	6	2,44	393	472	79	16,73	205	204	1	0,49
157	148	9	5,73	172	174	2	1,14	182	180	2	1,1
142	138	4	2,82	333	333	0	0,0	221	226	5	2,21
42	37	5	11,9	399	397	2	0,5	200	212	12	5,66
103	98	5	4,85	275	282	7	2,48	274	260	14	5,11
176	180	4	2,22	409	412	3	0,72	178	178	0	0,0
77	73	4	5,19	532	539	7	1,29	100	105	5	4,76
256	238	18	7,03	169	148	21	12,42	205	199	6	2,93
96	105	9	8,57	265	272	7	2,57	217	234	17	7,26
252	232	20	7,94	336	362	26	7,18	333	316	17	5,1
159	127	32	20,12	371	379	8	2,11	248	246	2	0,81
197	186	11	5,58	505	527	22	4,17	51	49	2	3,81
212	219	7	3,2	143	152	9	5,92	64	78	14	17,95
236	233	3	1,27	408	419	11	2,62	221	198	23	10,41
136	143	7	4,89	344	355	11	3,09	625	633	8	1,26

Tab. 15

→ → →

Neuromast•••••Kn.-Organ			
l	r	ΔE	Δ%
452	446	6	1,33
171	173	2	1,16
116	100	16	13,79
144	130	14	9,72
288	302	14	4,63
200	194	6	3,0
66	83	17	20,48
277	347	70	20,17
300	316	16	5,06
60	60	0	0,0
222	210	12	5,4
341	332	9	2,64
200	201	1	0,5
208	205	3	1,44
200	229	29	12,66
255	254	1	0,39
248	226	22	8,87
277	266	11	3,97
115	90	25	21,74
53	49	4	7,55
309	305	4	1,29
201	178	23	11,44
164	138	26	15,85
97	93	4	4,12
98	112	14	12,5

Tab. 15: Distanz-Meßwerte zu Kap. C, Teil II, 3. in Meßokular-Einheiten (E = 16 µm).

SL (mm)	a		b		c		d		e		f		g		h	
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
13	10,5	10	12	12	12,5	12,5	10	11	13	13	11,5	12,5	11	12,5	--	11,5
14	11	10	12,5	12,5	12	--	11	11,5	12,5	13	12	12,5	11,5	11,5	13	13
14	11	11	12	13	13,5	12	11	11,5	12,5	12,5	11,5	11	11,5	11,5	12,5	12,5
19	14,5	14,5	16	16	16	17	16,5	16,5	16	16,5	16	17	16,5	16,5	17	17,5
25	15	15	17,5	17,5	17	17	18	18,5	18	18	18,5	18,5	18	18	18,5	20
27	15,5	15	19	18	17	17	19	17,5	19	19	18,5	18,5	18	18	20	19
29	15	15	17	17	16,5	15,5	17	18	18	18,5	18	18	18,5	18,5	20	20
30	16,5	15,5	17	18,5	--	17,5	18,5	18,5	18,5	18	18,5	17,5	17,5	19	18	20
31	16	15	17	17,5	--	17,5	18	18	18	18,5	17	17,5	19,5	19	19	19,5
33	18	18	18	18	18	18,5	20	20	20,5	19	19,5	18,5	20	20	21	19
34	16,5	16,5	19,5	19,5	20	20,5	20	19	19	19,5	20,5	20,5	21	21,5	21	22,5
35	18	17	19	20	18,5	20	21,5	19	21,5	20,5	22	19,5	20	21	23	23,5
36	17,5	18,5	19	18,5	19	18,5	19,5	19	18,5	18	20	20	20	20	22	20,5
39	18,5	17,5	20,5	21	20	18,5	19,5	19,5	20,5	20	20,5	20	21	22	23,5	23
40	19	19	21,5	20,5	--	20	20	20,5	21	20,5	20,5	20,5	22	22,5	22,5	23,5
41	17,5	17,5	20	21	20,5	21	21	20,5	20,5	20	21	21	22	23	23	22

SL (mm)	a		b		c		d		e		f		g		h	
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
42	18	18	21	21	21	20	22,5	22,5	22	22,5	22,5	24	25	24,5	25	25
42	19,5	19,5	21,5	22	21,5	23,5	27	26	26	26	25	24	26,5	25	28	27,5
43	19	19,5	22,5	23,5	21,5	24	23	24,5	25	24,5	26,5	25	27	26	28,5	28
44	20	20	23	22	23	24,5	24	23,5	25	25	26	25,5	25,5	25,5	28,5	27
45	22,5	21,5	23,5	26	25,5	23,5	25,5	25,5	25,5	25,5	25	25,5	27	25,5	26,5	26
46	20	19	23	--	23,5	--	23,5	24	24,5	--	24	24	26,5	24	26,5	25,5
47	22,5	19	22	24	24	26	24,5	24	25,5	26	23	23	26	27,5	27	28,5
47	22	20	23,5	25	23,5	23	23	23,5	23,5	25	22	22	24	25	25	25
49	21	19,5	24	24	25	24,5	26,5	26,5	26	27	25,5	25	28,5	28	28	26
50	22	--	24	23	20,5	23,5	27	27	26	25,5	26	27	29	28	28	28
52	23	23	24,5	26,5	25,5	25,5	25	26	27	26	26	26,5	28	26,5	26	26,5
53	21,5	20	24,5	24,5	23	23,5	24,5	24	27	27	26	26,5	26,5	27,5	28	29
54	23,5	21	28,5	28	25,5	26,5	28,5	27,5	28	28,5	25	27,5	29	30,5	27	26
55	24	22,5	27	26	26,5	24,5	28	27,5	26,5	26,5	30	26	26	30	31	30

Tab. 16: Durchmesser der freien Neuromasten a - h in Meßokular-Einheiten (E = 6,1 µm) von Stomatorhinus fuliginosus (vgl Tab. 1 u. 4). Die Werte sind aus größtem und kleinstem Durchmesser gemittelt (vgl. Kap. B, 3.).

SL (mm)	a		b		c		d		e		f		g		h	
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
46	21	19,5	21,5	20,5	24	25,5	24,5	25,5	26	26,5	24	24,5	23,5	25	28	28
47	17,5	17,5	19,5	20,5	22,5	21,5	24,5	24,5	25	24,5	22,5	22,5	22,5	22,5	23,5	24,5
51	19	19	20	19,5	24	23,5	24,5	26	26	25,5	23,5	22,5	25,5	24	25	24,5
51	19	19,5	--	--	22,5	23	25	23,5	27	25,5	23,5	22	24,5	24	25,5	24,5
51	17	18	17	19,5	19,5	20	21,5	22	23,5	25,5	21	20,5	22	21	22,5	24,5
53	18,5	21	21	21,5	24,5	23,5	25	26,5	27	25,5	24	23,5	25,5	24	25	25
55	18	19	20,5	20	21,5	22,5	25	24,5	24,5	24,5	23,5	23	23	24	24,5	24
56	16,5	17,5	20	19,5	21,5	21,5	24,5	24	25,5	25,5	22	21,5	23	23,5	25	25
58	20	19,5	22	21	25,5	25,5	27,5	--	27	26	25,5	23,5	28,5	28	30,5	--
58	20	19	--	20,5	23,5	25	26	27,5	28,5	28,5	26,5	23	--	25,5	27,5	28,5
59	17	19,5	22	21,5	25,5	22,5	26,5	26,5	27,5	27,5	21	23,5	28	29,5	27	--
59	18	18,5	20,5	21	24,5	23,5	25	25,5	28	27	24,5	25	25,5	26	25,5	24,5
60	20	19,5	21	--	24,5	23,5	24,5	25,5	27,5	27,5	25,5	25	26,5	27	26	27,5
60	21,5	20	20	21,5	24,5	24	27,5	27,5	27,5	28	25	25	25,5	26,5	29	29,5

SL (mm)	a		b		c		d		e		f		g		h	
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
61	19	19,5	18	19	23,5	23,5	25,5	27	27	27	24,5	24	25	25	22,5	28,5
61	19	19	--	19,5	20,5	22	23,5	25,5	23,5	25,5	24,5	24	24	23,5	23,5	23
63	20,5	20,5	23	23,5	25,5	26,5	26	29	28,5	27,5	27	25,5	26	28	27	29
73	20,5	20,5	20,5	23,5	28,5	27,5	31	31	32	30	30,5	30,5	29,5	34	29,5	30
76	19,5	20	--	23,5	29	28	30	29	31	30,5	28,5	28,5	26,5	27	--	29
77	24	23,5	23	23	29	29,5	30	--	32,5	29	28,5	29	31	29	32,5	29
85	21,5	23,5	26,5	24,5	25,5	26	29,5	29,5	32	30	27	25	27	27,5	30,5	29,5
91	25,5	27	24	27	32	31,5	--	34,5	29,5	28,5	35	34,5	36	36,5	35,5	34

Tab. 17: Durchmesser der freien Neuromasten a - h in Meßokular-Einheiten (E = 6,1 µm) von Marcusenius paucisquamatus (vgl. Tab. 2 u. 5). Die Werte sind aus größtem und kleinstem Durchmesser gemittelt (vgl. Kap. B, 3.).

SL (mm)	1		2		3		4		5		6		7	
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
13	23	23,5	22,5	21	--	23	--	21,5	17,5	17,5	--	19	--	14
14	24,5	22,5	21,5	21,5	20,5	21	19	19	17,5	18	17,5	17,5	14,5	16
14	23	22	21	22	21,5	22,5	21	20	17,5	17,5	24	20	14	17
19	29,5	28	26	25,5	25	27,5	26,5	27	26,5	25,5	24,5	25	22	22
25	25,5	27	28,5	30	27,5	28	30	28	28	26,5	--	--	--	--
27	32	27	29	30	25	26,5	26,5	26	24	23	25	23	23	23
29	29	29	30	29	28	27	28	27	30	29	30,5	28,5	25	--
30	32	32	32	31	34,5	35	32	32	--	34	--	--	--	--
31	35,5	35	30	33	31	32	31	29	25	25,5	30	28,5	25	25,5
33	28	32	30	32	27,5	32,5	25	29	33	30,5	32,5	30	30,5	27
36	39	40	--	37	34,5	36	33	38	32	--	31,5	36	28,5	26,5
39	39	41	37,5	39,5	34,5	37	34	33	32,5	36,5	35	--	31	33,5
40	40	36,5	35	37	35	34	33	32	35,5	36	30	31	27,5	26
41	41	41,5	38	34,5	36,5	36	36	38	35	38	25	38	--	--
42	45,5	45,5	42	45	43	46,5	43	42,5	44,5	42	38,5	39,5	39	38
42	37	45	40	39	37	38	41	39	36	35	41	36	--	33,5

SL (mm)	1		2		3		4		5		6		7	
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
43	36	36,5	38	38	35	34	35	38,5	30,5	33	33	33,5	30	30
44	40,5	42,5	37,5	38,5	38,5	38	36	35	34,5	36	35	36	34	32,5
45	37	38	36	40	35	35	35	38	33,5	34	33	24	30,5	--
46	47	43	42	42	39	37	36	38,5	40	40	34	36,5	32,5	32
47	44,5	44,5	40	40	38,5	42,5	37	41	34	40,5	35,5	37	28	30
47	49	48	46,5	46,5	47	45	45	42	41,5	36	39,5	35,5	28	31
49	48,5	48,5	41	44,5	45	45	39	43	42,5	42	40	38	36,5	35
50	49,5	52	50	43	49	51	49	50	45	47,5	47,5	42	--	38,5
52	49	--	41	44	44	42	38	45	36	35	34,5	36	35,5	33,5
53	55	52	38	43	42	40	39	39	40	37	30,5	28,5	32	25
54	44	47	42,5	43	35,5	38	35	43	38	41	35,5	35	32	30,5
55	50	48	45	50	46	38	43	42	35	35,5	37,5	29	--	32

Tab. 18: Durchmesser der großen Knollenorgane 1 - 7 in Meßokular-Einheiten (E = 6,1 µm) von Stomatorhinus fuliginosus (vgl. Tab. 1 u. 6). Die Werte sind aus größtem und kleinstem Durchmesser gemittelt (vgl. Kap. B, 3.).

SL (mm)	1		2		3		4		5		6	
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
46	31	28,5	27,5	--	19	25	22,5	25	20	19,5	--	--
47	32,5	31,5	27	28	26	25	23	23	23	23	22,5	24,5
51	33,5	31	28	29	24	27,5	24,5	21	23,5	24	21,5	22
51	32	31	30	29	24	29	24,5	23	24	22	21	21
51	29,5	32	28,5	29,5	26,5	28	24,5	24,5	22	25,5	23,5	23,5
53	32	32,5	27,5	29	23	26	22,5	27	22	25	23,5	22
55	31	30	29,5	27	26	25	20	23	19	20	20,5	20,5
56	32	31	26	28	27	22	20,5	22	22,5	21	23,5	24
58	32	32	25	29,5	25	27	23	26,5	22	23	21,5	24
58	31	28	25	27,5	25,5	27	24,5	26,5	21	21	20	23,5
59	32,5	31	26	27,5	25,5	24,5	24	24,5	22	23	20	21,5
59	32	32	28,5	30	27	27,5	23	25	24	22	--	22
60	28,5	31	29,5	30	25	27,5	25	23,5	22,5	23,5	20	21
60	34	37,5	25	31,5	28,5	30	25,5	25,5	26,5	20,5	17,5	21,5
61	30,5	34	25,5	29	25	24	21,5	23	21	21	18,5	19,5
61	30	29,5	27	26	23	26,5	20	24	19,5	21,5	19,5	17,5
63	32	30	27	27	21	--	21	25	18,5	20	19	21
73	32,5	36,5	29	34,5	27	31	27	32,5	22	25	23,5	25,5
76	30,5	28,5	28	32	27,5	31	21	26,5	21,5	27	26	24,5
77	36	39,5	31,5	31	30	31	30,5	28	20,5	24	24	23,5
85	36	35,5	33,5	34	30,5	34,5	31	29	29	24,5	27	27
91	40	39,5	36	--	33,5	33	32,5	33	28	30,5	--	23,5

Tab. 19: Durchmesser der großen Knollenorgane 1 - 6 in Meßokular-Einheiten (E = 6,1 µm) von Marcusenius paucisquamatus (vgl. Tab. 2 u. 7). Die Werte sind aus größtem und kleinstem Durchmesser gemittelt (vgl. Kap. B, 3.).

LEBENSLAUF

Name:	HEINLE
Vorname:	Ulrich
Geburtsdatum:	29. Oktober 1951
Geburtsort:	Heidenheim an der Brenz
Eltern:	Studienrat Max Heinle (gest. 1981), Hedwig Heinle, geb. Bernhard
Familienstand:	verheiratet seit 8.9.78 mit Sabine Heinle, geb. Hornbostel, 2 Kinder (*1981, *1983)

Ausbildung:

1958 - 62	Westschule in Heidenheim
1962 - 71	Hellensteingymnasium Heidenheim
30.6.71	Abitur
Okt. 71 - Dez. 72	Wehrdienst in Münsingen und Ulm
Jan. 73 - März 73	Medizin-Praktikum am Kreiskranken-haus in Heidenheim
1973 - 79	Studium der Biologie an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen
26.9.79	Diplom
seit 1978	Tätigkeit als Wissenschaftliche Hilfskraft und Technischer Assistent am Inst. f. Bio III, Lehrstuhl Zoologie u. Zoophysiologie, und für das Deutsche Inst. f. Fernstudien, Projekt: Fernstudium im Medienverbund
Okt. 79 - Nov. 80	Vorbereitung und Durchführung eines 3-monatigen Forschungsaufenthaltes in Gabun (Zentral-Westafrika)
1981 - 85	Dissertation am Inst. f. Bio III, Lehrstuhl Zoophysiologie, unter Anleitung von Prof. Dr. W. Harder

Veröffentlichung: "Elektrische Fische", in: TETRA, Zeitschrift für den Unterricht in Naturwissenschaften und Mathematik, Heft 3, Juni 1982, Ernst Klett Verlag, Stuttgart.

Diplomarbeit: "Die Orientierung der Muskelfasern im Musculus lateralis bei einigen Vertretern der Osteoglossomorpha", Dipl.-Arbeit Nr. 553 , Fakultät f. Biol. d. Universität Tübingen, 1979

Dissertation: "Zur Anatomie der mechano- und elektrosensorischen Seitenlinie der Mormyridae (Osteoglossomorpha, Pisces)"
(Druck in Vorbereitung)

Meine akademischen Lehrer waren:

D. Ammermann, R. Apfelbach, W.-K. Berthold, V. Braun, D. Bunke, V. Dorka, H. Erkert, U. Feine, H. Frey, H. Gaude, K.G. Grell, J. Guglielmi, W. Haberlandt, K. Handtke, W. Harder, V.-J. Höltje, H. Hurka, E. Kallée, K.-E. Lauterbach, E. Lindner, D. Mecke, H. Meier, G.F. Meyer, G. Mickoleit, F.P. Möhres, W. Müller, W. Nakel, F. Oberwinkler, C. Pelling, W. Pfeiffer, W. Pinsker, R. Prinzinger, W. Rähle, A. Rieker, H. Ritter, J. Schnitt, F. Sebald, H. Seiler, D. Sperlich, H. Tichy, U. Weser, G. Weitzel, H. Zähner, R. Zielke.

Druck: Zeeb-Druck, Tübingen 7 (Hagelloch)